

Die Schlafplatzflüge von Rabenkrähen *Corvus corone corone* und ihre Abhängigkeit von äusseren und inneren Zeitgebern – Studie an einem winterlichen Schlafplatz bei Bern

Gerhart Wagner und Werner Schwab

The movements of Carrion Crows *Corvus corone corone* to their roost and their dependence of external and internal factors – A study at a roost near Bern. – During four winter periods, the evening flights of Carrion Crows *Corvus corone corone*, sometimes associated with Jackdaws *C. monedula*, were observed at a roost near Bern. Every evening (191 days of observation), the time of the final take-off from the main assembly places towards the roost has been noted, as well as the astronomical and the meteorological conditions. The mean time of take-off was strongly dependent on the time of dusk (the best correlation is given by a sun position of 4.7° below the astronomical horizon), but influenced by cloud cover and light intensity. Considering only these three parameters, a multiple correlation coefficient of 0.9996 was calculated. The influence of other factors (altogether, 32 variables were included in the analysis) was negligible. The behaviour pattern of the Carrion Crows in Bern showed considerable differences to the behaviour of Rooks *Corvus frugilegus* and Jackdaws *C. monedula* observed by other authors.

Key words: *Corvus corone*, wintering, roost, circadian rhythms, endogenous and exogenous factors («innere Uhr», «Zeitgeber»).

Dr. Gerhart Wagner, Im Baumgarten 10, CH–3066 Stettlen; Dr. Werner Schwab, Zelgweg 11, CH–3047 Bremgarten

Im Fichtenwald des Hättenbergs am Rand des Siedlungsgebietes von Ostermundigen bei Bern befindet sich während des Winters seit Jahren ein Schlafplatz von Rabenkrähen *Corvus corone corone* L. (Abb. 1 und 3). Dieser erwies sich als ein interessantes Objekt für ein näheres Studium des Verhaltens einer noch wenig erforschten Corvidenart beim täglichen Schlafplatzbezug und insbesondere der Gesetzmässigkeiten, die den zeitlichen Verlauf des Schauspiels in Bezug auf die im Laufe des Winters stark wechselnden Sonnenuntergangszeiten bestimmen.

«Innere Uhr» und äussere «Zeitgeber»

Aus den Arbeiten von Aschoff (vgl. Aschoff 1954, 1958, 1960; Aschoff & von Holst 1962) und anderer Autoren ist bekannt, dass periodische Aktivitäten einerseits durch angeborene innere Faktoren gesteuert werden (biologische oder endogene Periodik, «innere Uhr»), andererseits durch äussere «Zeitgeber». Aschoff &

Wever (1962: 11) stellten fest, dass die endogene Periodik unter natürlichen Bedingungen durch Zeitgeber mit der Erddrehung synchronisiert wird. «Synchronisation bedeutet in diesem Fall, dass die Zeitgeber die 'innere Uhr' jeden Tag um jenen kleinen Betrag korrigieren, um den diese innerhalb der letzten Periode zu schnell oder zu langsam gelaufen ist.» Wichtigster Zeitgeber ist der tägliche Licht-Dunkel-Wechsel. «Sowie man den Zeitgeber verändert ... entwickelt sich ein Wechselspiel zwischen dem Kräftepaar 'Zeitgeber' und 'endogene Periodizität'; in diesem Falle ist das Verhalten des Tieres – innerhalb seiner Plastizitätsgrenze – eine Resultante aus beiden.» (Aschoff 1958: 27). Eine «innere Uhr» mit einem genau 24-stündigen Rhythmus kommt in unserem Fall wegen der wechselnden Sonnenuntergangszeit mit den Lichtverhältnissen schnell in Konflikt. Die Zeitgeber müssen daher ständig Korrekturen des endogenen zirkadianen Rhythmus nicht im Sinne einer Einhaltung, sondern einer passenden Abweichung von der genauen 24-Stun-

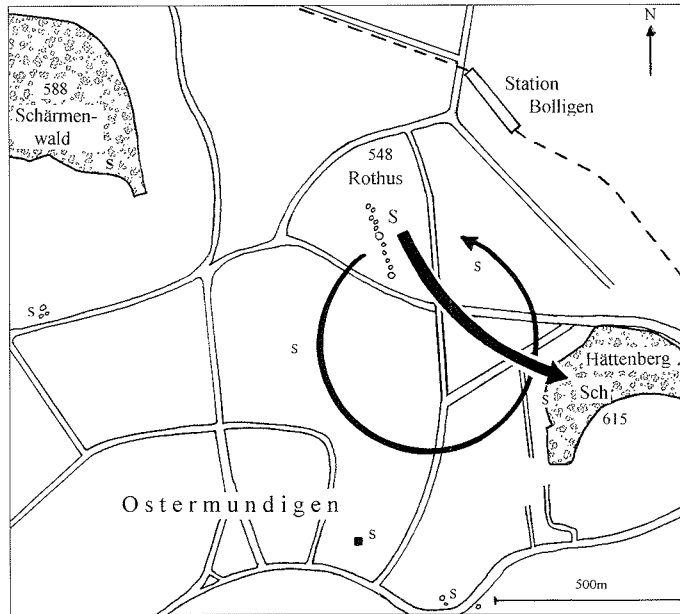


Abb. 1. Das Gebiet der Sammelplätze und des Schlafplatzes: S = Hauptsammelplatz, s = Nebensammelplätze, Sch = Schlafplatz. Der gebogene Pfeil zeigt den direkten Weg vom Hauptsammelplatz zum Schlafplatz. Der Kreispfeil zeigt das Gebiet der Rundflüge nach dem Verlassen des Hauptsammelplatzes und vor dem Bezug des Schlafplatzes. – The area of assembly places and the roost site. S = main assembly place, s = secondary assembly places, Sch = roost. The curved arrow shows the direct way from the main assembly place to the roosting place. The circle-arrow shows the area of flights after departure from the assembly places and before moving to the roost.

den-Periodik bewirken. Dabei ändern sich sowohl der Betrag wie das Vorzeichen dieser Korrektur über die Beobachtungsperiode von Oktober bis März beträchtlich: Im Oktober–November verfrüht sich der Sonnenuntergang im Mittel um 1,5 min pro Tag, im Januar–März verspätet er sich im Mittel um 1,4 min pro Tag. Im Dezember, der Zeit der frühesten Sonnenuntergänge, beträgt die tägliche Verschiebung weniger als 0,5 min. Durch welche Faktoren und wie genau wird der tageszeitliche Ablauf des Aktivitätsmusters gesteuert?

1. Untersuchungsgebiet und Arbeitsweise

1.1. Der Schlafplatz Hattenberg im Laufe des Jahres

1.1.1. Verhaltensänderungen im Sommer

Während der Brutzeit gibt es im Gebiet von Ostermundigen keinen Massenschlafplatz von Krähen. Systematische Beobachtungen im Sommer 1993 ergaben, dass die sich nach der Brutzeit bildenden Krähenscharen zuerst nicht den Hattenberg, sondern den etwas mehr als

einen Kilometer nordwestlich liegenden Schärmenwald als Schlafplatz benutzten (Abb. 1). Von August bis Oktober zeigte sich ein allmählicher Übergang vom Spätsommerschlafplatz im Innern des Schärmenwaldes zum Winterschlafplatz am Hattenberg. Dieser Wechsel war verbunden mit auffallenden Änderungen im Verhaltensmuster der Vögel vor dem Bezug des Schlafplatzes und in der Zahl der beteiligten Individuen. Vor allem ergab sich jetzt mehr und mehr eine Differenzierung von Sammelplätzen und Schlafplatz.

Im August und September besammelten sich die Krähen am Abend grösstenteils auf den abgeernteten Feldern nördlich von Ostermundigen. Von dort flogen sie auf dem kürzesten Weg direkt gegen den Schärmenwald, in dessen höchstem Teil sie sofort und endgültig einfielen. Irgendwelche Rundflüge vor dem endgültigen Einfallen fanden nicht statt. Dieser Aufbruch vom Sammelplatz zum Schlafplatz geschah im August schon 5–10 min vor dem astronomischen Sonnenuntergang, Ende August und Anfang September um die Zeit des Sonnenuntergangs. Gegen Mitte September verspätete sich der Bezug des eigentlichen

Schlafplatzes bis zu 20 min nach Sonnenuntergang. Zudem wurden nun vor dem Bezug des Schlafplatzes die hohen Laubbäume am Waldrand aufgesucht. Erstmals am 9. Oktober 1993 und regelmässig vom 19. Oktober an wurden vor dem endgültigen Einfallen länger dauernde Rundflüge eingeschaltet. Zwischen dem 3. und 11. Oktober vollzog sich die allmähliche Verlegung des Schlafplatzes vom Schärmenwald zum Hättenbergwald. Dabei wurden dort anfänglich vor dem Bezug der Schlafbäume im Waldesinnern Laubbäume am Waldrand aufgesucht. Um den 20. Oktober war das winterliche, im Kap. 2.1 beschriebene Verhalten voll eingespielt mit einem Hauptsammelplatz auf den hohen Bäumen S von Rothus (Abb. 1, 2).

Die auffallende Änderung des Verhaltens von August bis Oktober hängt vermutlich mit der Mauser zusammen, durch welche in den Monaten August und September die Flugfähigkeit reduziert ist: Die Vögel beschränken ihre Flugbewegungen auf das nötige Minimum.

Nach Abschluss der Mauser im Oktober ist die volle Flugfähigkeit wieder hergestellt, und damit stellt sich das in Kap. 2 beschriebene abendliche Szenarium ein.

1.1.2. Grösse, Zusammensetzung und Herkunft des Bestandes, Anwesenheit von Dohlen

Obgleich sich tagsüber zeitweise auch Saatkrähen im Gebiet tummeln, bestehen die Übernachtungsgesellschaften am Hättenberg – abgesehen von der zeitweiligen Anwesenheit von Dohlen – nach unseren Beobachtungen ausschliesslich aus Rabenkrähen. Saatkrähen haben zwar seit 1988 das Gebiet der Stadt Bern erobert und bildeten schon im Winter 1992/93 Schlafgesellschaften von bis zu 300 Individuen (Fankhauser 1994). Bei der Entdeckung des Sammelplatzes Rothus im Januar 1992 waren die dortigen Schwärme aus Rabenkrähen und Dohlen gemischt. Im Februar und März 1992 waren es nur noch Rabenkrähen. In den drei



Abb. 2. Der Hauptsammelplatz von NE. Die doppelte Baumreihe südlich von Rothus (im Bild rechts unten) ist von Mitte November an laubfrei. Die bevorzugte höchste Baumgruppe nahe der Bildmitte besteht aus einer Esche (höchster Baum), einer Robinie und einem Spitzahorn. Die hohen Rosskastanien links im Bild werden viel weniger und die Fichten rechts fast gar nicht benutzt. Photo W. Bienz. – *The main assembly place from NE. The double range of trees south from Rothus (bottom right) sheds the leaves around mid-november. The highest trees in the middle of the picture were the most preferred: an ash tree, a false acacia and a Norway maple tree. The horse-chestnut to the left and the spruce trees to the right were seldom used. Photo W. Bienz.*



Abb. 3. Der Schlafplatz im Waldhügel Hättenberg von Norden (links an Abb. 2 anschliessend). Die Krähen fallen zur Nächtigung auf die Fichten im oberen Teil des Hügels ein. Photo W. Bienz. – *The roost on the wooded hill of Hättenberg, situated left of Fig. 2, from N. The spruce trees in the upper part of the hill were used for roosting.*

folgenden Wintern waren nur sporadisch Dohlen anwesend. Fankhauser, dessen Beobachtungsgebiet sich mit dem unsrigen in der Gegend Rothus-Hättenberg räumlich und auch zeitlich überdeckte, stellte dort im Winter 1992/93 auch Nebensammel- und Nebenschlafplätze von Saatkrähen fest. Wir können dies mit unseren Beobachtungen nicht bestätigen, aber auch nicht ausschliessen. Nebelkrähen wurden nie gesehen.

Über die geschätzte Gesamtzahl der anwesenden Individuen (Summe von Rabenkrähen und Dohlen) gibt für den Winter 1994/95 die Abb. 4 Auskunft. Der Grundbestand scheint aus wenigen hundert Individuen zu bestehen, vermutlich aus den Vögeln des Einzugsgebietes. Nach Glutz von Blotzheim (1962) sowie Glutz von Blotzheim & Bauer (1993) sind die in der Schweiz brütenden Rabenkrähen zum grössten Teil Standvögel. Wie gross das Einzugsgebiet ist, wurde nicht näher untersucht. Der sichtbare Anflug erfolgt fast ausschliesslich von SE, d.h. aus der Richtung des oberen Worblentals. Die grossen Schlafplatzansammlungen bestehen aber im Winter vermutlich zu einem wesentlichen Teil aus Zuzüglern aus den

nordöstlichen Teilen des Verbreitungsgebietes (Glutz von Blotzheim 1962), welche oft nur eine oder einige wenige Nächte hier verbringen. An den Tagen, wo die Individuenzahl besonders hoch war (die geschätzten Höchstzahlen lagen 1994/95 und auch in den anderen Perioden selten über 1000) waren immer auch Dohlen dabei, sie mögen manchmal sogar in Überzahl gewesen sein.

1.2. Beobachtungsdaten und Auswertungsmethode

Unsre Beobachtungen umfassen die Zeit von Ende Januar bis Ende März 1992 sowie die ganzen Winter 1992/93, 1993/94 und 1994/95 (jeweils Oktober bis März). An insgesamt 191 Beobachtungsabenden nahm G. Wagner möglichst vollständig die Daten auf, die im Verzeichnis der Variablen (Tab. 1) aufgelistet sind und die von W. Schwab statistisch ausgewertet wurden. Nur unter besonders günstigen Bedingungen konnte zusätzlich der Zeitpunkt des Einflusses zum Schlafplatz registriert werden.

Die 191 Beobachtungsabende verteilen sich in den vier Beobachtungswintern auf 134 Ka-

Tab. 1. Die variablen Grössen und die verwendeten Abkürzungen. – *Description of variables and abbreviations.**1. Variablen, die aus den Beobachtungsdaten direkt erfasst werden konnten*

BG	Bewölkungsgrad (0–10): 0 = wolkenlos, ..., 8 = vollständig bedeckt, Plafond über 1000 m, 9 = vollständig bedeckt, Plafond unter 1000 m, 10 = tief hängender Nebel
AA	Anzahl Abflüge von den Sammelplätzen an einem Abend (1–8)
AB	Anzahl Sammelplätze an einem Abend (1–3)
B1–B7	Der Hauptsammelplatz (Rothus) und 6 Nebensammelplätze (je 0–1): 1 = der betreffende Sammelplatz ist belegt, 0 = nicht belegt
Md	Mondschein (0–1): Md = 1 an Beobachtungsabenden 1–5 Tage vor dem Vollmond bei einem Bewölkungsgrad von 0–3. (Am Vollmondtag und später ist der Mondaufgang zu spät, um optisch wirksam zu sein.)
Rg	Regen (0–1)
Do	Anwesenheit von Dohlen (0–2): 0 = keine Dohlen, 1 = einzelne Dohlen, 2 = relativ viele Dohlen unter den Krähen
Sn	Schneebedeckung (0–4): 0 = schneefrei, 1 = 25 %, 2 = 50 %, 3 = 75 %, 4 = 100 % Schneebedeckung
Ws	Windstärke (0–2): 0 = windstill, 1 = mässiger Wind, 2 = starker oder böiger Wind
W1–W8	Windrichtungen (je 0–1): W1 = Wind aus N, W2 = Wind aus NE, ..., W8 = Wind aus NW. 0 = kein Wind, 1 = Wind aus der betreffenden Richtung
Te	Temperatur. Sie wurde nur im letzten Winter 1994/95 notiert. Da wir die einzelnen Jahre nicht gesondert bearbeiten, fällt sie für die statistische Auswertung weg.

Anmerkung: Einige der hier aufgeführten Variablen haben meist den Wert null.

2. Astronomische Variablen

Tgl	Tageslänge
TglVo	Tageslänge des Vortages
Sunt	Zeitpunkt des astronomischen Sonnenunterganges
SuntVo	Zeitpunkt des astronomischen Sonnenunterganges am Vortag
DMZ	Dämmerungszeitpunkt. Es ist derjenige Zeitpunkt, in welchem die Sonne h Grad unter dem Horizont steht. h wurde so bestimmt, dass DMZ am besten mit dAzt übereinstimmt, das heisst, dass die Summe der 191 Differenzenquadrate $(dAzt - DMZ)^2$ minimal ist. Es ergab sich ein Wert von $h = -4,7^\circ$.
DMZVo	Dämmerungszeitpunkt des Vortages

3. Variablen, die aus den Beobachtungsdaten berechnet werden konnten

GKr	Gesamtzahl der an einem Beobachtungsabend abgeflogenen Krähen (und Dohlen)
dAzt	Durchschnittliche Abflugzeit an einem Beobachtungsabend. Es ist der mit der geschätzten Anzahl der abgeflogenen Individuen gewichtete Durchschnitt aller Abflugzeiten. (Die Berechnungen haben gezeigt, dass mit der so definierten Abflugzeit die besten Ergebnisse erzielt werden.)
x²	$x = (\text{Tag des Jahres} - 346)/100$, d.h. Anzahl Tage vor oder nach dem frühesten Sonnenuntergang/100. (Die Zeit der frühesten Sonnenuntergänge liegt um den 346. Tag des Jahres = 12. Dezember).
ILBG	Logarithmus des Luxwertes L bei der durchschnittlichen Abflugzeit und dem beobachteten Bewölkungsgrad BG. Es ist $ILBG = IL0 - BG/10 \times (IL0 - IL10)$ gemäss Diagramm Abb. 5. (Vergleiche dazu die Bemerkung S. 269.)

4. Unterteilung der gesamten Beobachtungsperiode in drei Zeitabschnitte

ON	(Oktober/November) Zeitabschnitt vom 18. Oktober bis zum 21. November: Die Sonne geht jeden Abend früher unter als am Vortag. Die durchschnittliche Verspätung von einem Tag zum nächsten beträgt 1 min 26 sec pro Tag (49 min in 34 Tagen).
D	(Dezember) Zeitabschnitt vom 22. November bis zum 1. Januar. Es ist die Zeit der frühesten Sonnenuntergänge (frühester Untergang um den 12. Dezember). Die Untergangszeit verschiebt sich im Durchschnitt nur um etwa 30 sec pro Tag (je 10 min in den 20 Tagen vor und nach dem 12. Dezember).
JM	(Januar/März) Zeitabschnitt vom 2. Januar bis zum 31. März: Die Sonne geht jeden Abend später unter als am Vortag. Die durchschnittliche Verfrühung beträgt 1 min 23 sec pro Tag (124 min in 89 Tagen).

Statistische Auswertungen z.T. nach Linder (1960) bzw. Krause & Metzler (1988).

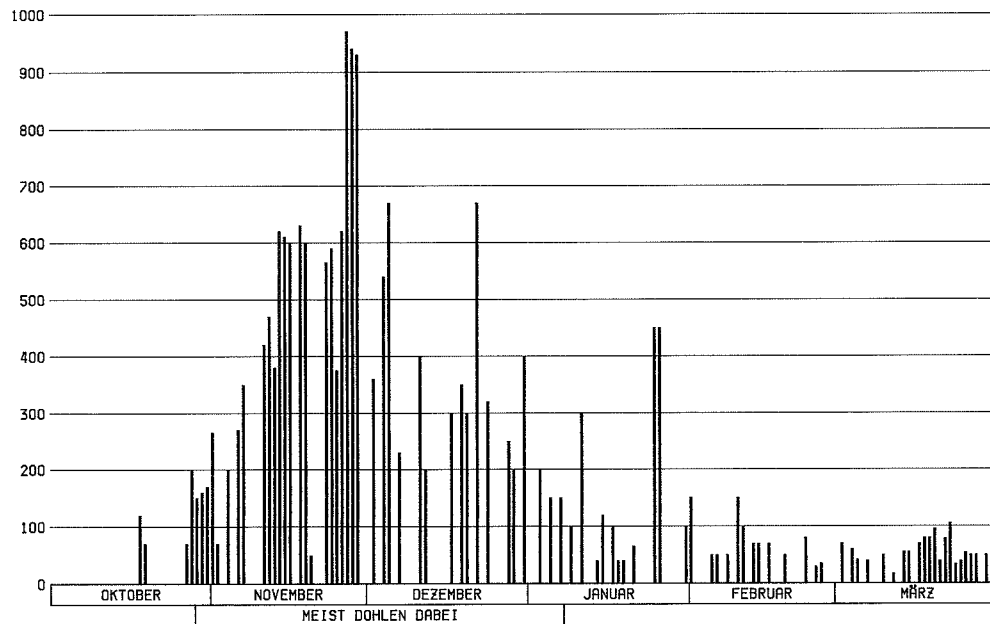


Abb. 4. Geschätzte Anzahl Individuen (Gesamtzahl Rabenkrähen und Dohlen) im Winter 1994/95. – *Estimated number of individuals (Carrion crows and Jackdaws) during winter 1994/95.*

lendertage wie folgt: An 85 Kalendertagen wurde nur einmal, an 42 zweimal, an 6 dreimal und an einem Kalendertag viermal beobachtet. Die Beobachtungsabende sind – abgesehen von einer zeitlich isolierten Beobachtung am 13. April – ziemlich gleichmässig über den Winter verteilt. Das ist eine notwendige Voraussetzung für den Schluss von einer Stichprobe (unsere Beobachtungen) auf die vermuteten Verhältnisse in der Grundgesamtheit.

1.2.1. Wahl eines geeigneten Fixpunktes im Verhaltensmuster der Krähen

Welche Einzelhandlung in dem unter Kap. 2.1 beschriebenen abendlichen Verhaltensszenarium der Krähen sollte als zeitlicher Fixpunkt für die statistische Auswertung gewählt werden? Das Ende der Aktivität am Abend hat nach Aschoff (1960: 13) ganz allgemein den Nachteil, dass es weniger genau erfassbar ist als der Beginn am Morgen. Das eigentliche Ende in unserem Fall, das Einfallen auf die

Schlafbäume, ist zudem wegen der schon fortgeschrittenen Dunkelheit oft kaum beobachtbar. Als beste, zeitlich am sichersten zu erfassende Einzelhandlung im abendlichen Szenarium erwies sich der endgültige Abflug der Krähen vom jeweiligen Sammelplatz zum Schlafplatz. Dieser erfolgte zwar meist nicht auf einmal, sondern in mehreren Schüben, von denen aber jeder genau erfassbar war. Für jeden einzelnen Schub (Abflug eines kleineren oder grösseren Schwarms) wurden die Abflugzeit und die geschätzte Anzahl Individuen notiert und daraus nach einem passenden Modus eine durchschnittliche Abflugzeit (dAzt, vgl. Tab. 1) berechnet. Da es sich bei jedem Schub um die Handlung eines kleineren oder grösseren Kollektivs handelt, werden individuelle Verhaltensunterschiede ausgeglichen. Die ermittelten Daten können daher als artspezifisch gelten.

Die durchschnittliche geschätzte Gesamtzahl der Krähen und allenfalls Dohlen pro Beobachtungsabend betrug gut 300. Die Vögel brachen

in durchschnittlich drei Schüben vom jeweiligen Sammelplatz zum Schlafplatz auf.

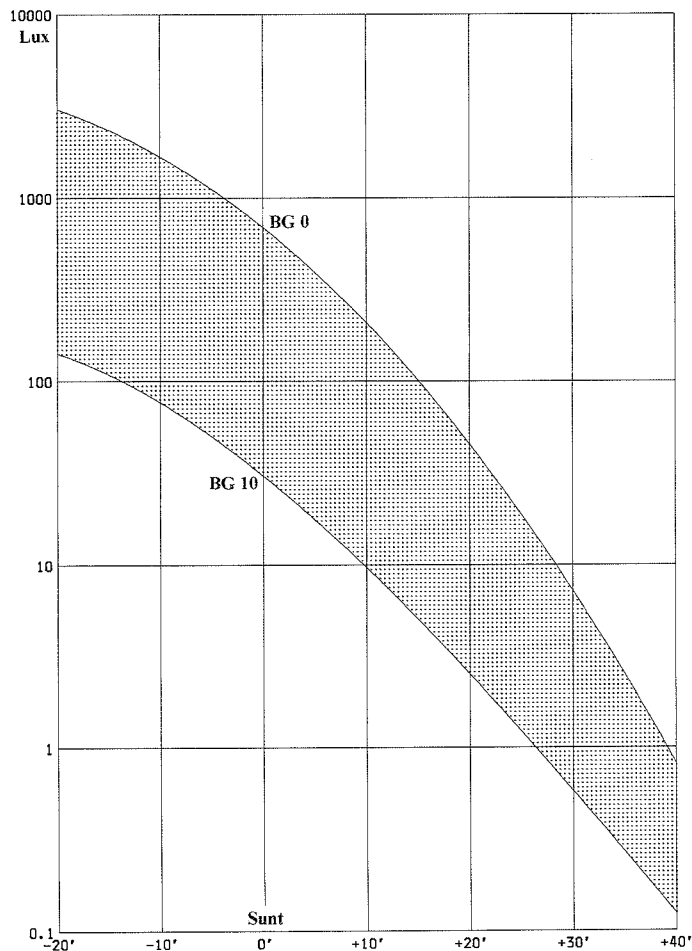
1.2.2. Die Helligkeitsmessung

Ein Problem besonderer Art war die Messung der Helligkeit. Diese kann bei bewölktem Himmel örtlich und zeitlich stark schwanken. Um eine möglichst gute Annäherung an die zu den einzelnen Abflugzeiten herrschenden Helligkeitsbedingungen zu erhalten, wurde wie folgt vorgegangen:

An mehreren ausgewählten Testtagen mit verschiedenen Bewölkungsgraden wurde mit-

tels eines «TES-Lightmeters» der Helligkeitsabfall in Abhängigkeit der Zeit vor und nach dem Sonnenuntergang gemessen und daraus das in Abb. 5 wiedergegebene Diagramm ermittelt. Dieses gibt die Abnahme der Helligkeit an extrem hellen bis zu extrem trüben Tagen (Bewölkungsgrad 0–10) wieder. Das Diagramm diente als Grundlage für die Ermittlung der Helligkeit (des ILBG-Wertes, siehe Tab. 1, Punkt 3) zur Abflugzeit in Abhängigkeit vom notierten Bewölkungsgrad. Die durch Interpolation ermittelten ILBG-Werte dürften von den jeweiligen effektiven Helligkeiten nicht wesentlich abweichen.

Abb. 5. Helligkeitsdiagramm: Helligkeit (Beleuchtungsstärke in Lux) von 20 min vor bis 40 min nach Sonnenuntergang (Sunt). Die obere Kurve zeigt den Abfall an wolkenlosen Tagen (Bewölkungsgrad = BG 0), die untere an Tagen mit tiefhängendem Nebel (Bewölkungsgrad = BG 10). Die Helligkeit zur Zeit der Abflüge vom Sammelplatz liegt im Bereich des punktierten Bandes. – *Light intensity (lux) 20 min before to 40 min after sunset (Sunt). The upper curve shows the decrease of light intensity on clear days (cloud cover = BG 0), the lower on days with low fog (cloud cover = BG 10). The light intensity at the time of departure from the assembly places lies within the dotted area.*



1.2.3. Präzisierung der Problemstellung

Unsere Problemstellung bezüglich des zeitlichen Verhaltens der Krähen kann jetzt wie folgt präzisiert werden:

1. Welches sind die äusseren Zeitgeber?
 - 1.1. Welche Rolle spielt der Sonnenstand?
 - 1.2. Welche Rolle spielt die Helligkeit?
 - 1.3. Welche weiteren Faktoren spielen eine Rolle?
2. Wie stark ist die «innere Uhr» von den «Zeitgebern» abhängig?
3. Wie genau lässt sich die Rolle der «Zeitgeber» mathematisch erfassen?

2. Das Verhalten der Krähen beim Schlafplatzbezug

2.1. Der abendliche Anflug

2.1.1. Die normale Szenenfolge

Der abendliche Schlussakt in der Tagesaktivität der Krähen spielt sich im Winter in drei Szenen ab:

Erste Szene: Die Besammlungsflüge

Um die Zeit vor Sonnenuntergang besammeln sich die Krähen vorzugsweise auf den Bäumen südlich des alten Patrizierhauses Rothus, etwa 800 m nordwestlich des Schlafplatzes Hättenberg (Abb. 1, 2). Sie fliegen hauptsächlich aus der Richtung des oberen Worblentals, d.h. von Südosten her, in geringer Höhe heran und besetzen vorwiegend die obersten Äste der höchsten Laubbäume. Falls diese schon dicht besetzt sind, wird auf den benachbarten Laubbäumen Platz genommen. Durch andauernde Anflüge vergrössert sich die Zahl der Vögel noch im Verlauf von 10–20 min nach Sonnenuntergang. Oft fliegen während dieser Besammlungszeit kleinere oder grössere Schwärme von den Bäumen wieder auf und ziehen eine Runde oder zwei, kehren aber wieder auf denselben oder einen anderen Sammelbaum zurück. Allmählich nimmt die Tendenz, den Sammelplatz endgültig zu verlassen, bei einzelnen Individuen deutlich zu, was durch Bewegungen wie Flügelheben, kurze Hüpfen oder

zögerlichen Abflug mit sofortiger Rückkehr auf den Warteplatz sichtbar wird. Individuelle Verhaltensunterschiede (vgl. Aschoff 1958: 24, Aschoff 1960: 25) sind offensichtlich, seien diese durch verschiedenen Gang der «inneren Uhr» oder durch verschiedene Reaktion auf äussere Zeitgeber verursacht. Für den Beobachter ganz unvermittelt kommt dann der Moment des schlagartigen Massenaufbruchs aller Individuen oder eines grösseren Teils von ihnen: Jetzt kehrt der Schwarm nicht mehr zum Sammelplatz zurück, sondern entfernt sich allmählich von diesem, meist nicht direkt in der Richtung auf den Schlafplatz, aber doch in einem Sektor von je etwa 90° links und rechts von diesem. Meist fliegen nicht alle Vögel im gleichen Anlauf weg: Vom ersten bis zum letzten Abflug (Schub) kann es bis über 20 min dauern.

Zweite Szene: Die Rundflüge

Es folgt jetzt der für den Beobachter eindrucklichste Teil des abendlichen Schauspiels: die unregelmässigen Rundflüge zwischen Besammlungs- und Schlafplatz in grossen Schwärmen. Diese können aus vielen hundert Individuen bestehen. Einer gigantischen Amöbe gleich, verändern sie stetig ihre Form. Da entsteht durch Ausschwärmen eines oder einiger Individuen eine Seitenknospe am Schwarmkörper, und schon schwenken dutzende – hunderte – zuletzt vielleicht alle auf die neue Richtung ein, oder der Schwarm teilt sich in zwei oder mehr Teilschwärme auf, die sich später meist wieder vereinigen. So ist die Bewegung der Individuen innerhalb der Schwärme oft für lange Zeit laminar, wird aber bei Schwenkungen unvermittelt turbulent, um bald in eine neue Richtung laminaren Fliessens überzugehen. Die Rundflüge dauern meist 10–20 min, in extremen Fällen bis über 40 min, und spielen sich im Umkreis von höchstens einem Kilometer um den Schlafplatz ab, wobei der Radius allmählich kleiner wird. Das Ende dieser Szene kündigt sich an, wenn einzelne Individuen anfangen, über den Schlafbäumen oder auch über freiem Feld mit kurzen Tauchflügen nach unten auszuscheren. Das ist das Vorspiel zu der jetzt einsetzenden dritten und letzten Szene.

Dritte Szene: Die Schlafplatzflüge

In schon fortgeschrittener Dämmerung, aber im lichtstarken Feldstecher bei günstigen Verhältnissen noch gut beobachtbar, gehen jetzt zuerst einzelne Individuen, dann Schwarmteile und zuletzt ganze Schwärme über dem Hättenbergwald (Abb. 1, 3) zu den eigentlichen, sehr steilen Tauchflügen über, mit denen sie auf die Wipfel der Fichten einfallen. Dort werden sie die Nacht verbringen. Es gibt noch einiges Gekrächze, aber meist folgt jetzt eine rasche Beruhigung. Ein Wiederauffliegen von den Schlafplätzen kommt selten vor, wohl nur im Falle irgendwelcher Störung. Als Schlafbäume werden ausschliesslich die Fichten in den höchsten Teilen am Nordwesthang des Hättenbergwaldes benutzt.

Alle drei Szenen sind in wechselnder Häufigkeit und Intensität von akustischer Aktivität begleitet. Wohl über ein halbes Dutzend verschiedener Rufe lassen sich unterscheiden.

2.1.2. Abweichungen vom beschriebenen Szenarium

Im beschriebenen Normalablauf der Verhaltensweisen gibt es viele qualitative und quantitative Variationen, namentlich bei den Besammlungsflügen. Neben den Bäumen beim Rothus, dem Hauptsammelplatz, gibt es mehrere andere Besammlungsorte (Nebensammelplätze, Abb. 1):

- die Dächer von zwei Hochhäusern in Ostermundigen,
- einige wenige hohe Bäume (darunter zwei Pyramidenpappeln) in Ostermundigen,
- die höchsten Bäume am Ende der Bolligenallee bei der Waldau,
- zwei Baumgruppen am Rande des Schärmenwaldes,
- Bodensammelplätze: die Felder zwischen Rothus, Ostermundigen und Waldau, mit Vorliebe abgeerntete Maisfelder, aber auch grüne Wiesen; wenn Schnee liegt, werden halboffene Partien bevorzugt.

Oft findet ein Hin und Her zwischen verschiedenen Sammelplätzen statt. Aber die Abflüge zum einzigen Schlafplatz am Hättenberg erfolgen ungefähr zur gleichen Zeit, und in der

zweiten Szene können sich die Schwärme von den verschiedenen Sammelplätzen vereinigen.

2.2. Der morgendliche Abflug

Der Abflug vom Schlafplatz am Morgen wurde nur an einzelnen Tagen erfasst. Er ist aus verschiedenen Gründen bedeutend schwerer zu beobachten als der Einflug am Abend: Er beginnt schon 40–50 min vor Sonnenaufgang bei noch geringer Helligkeit. Die Vögel verlassen dabei den Schlafplatz ganz direkt in verschiedenen Richtungen ohne Zwischenhalt auf den Sammelbäumen und ohne Rundflüge. Bei vier vollständigen Beobachtungen lagen alle Abflüge zwischen 50 und 23 min vor dem astronomischen Sonnenaufgang. Sie dauerten jeweils vom ersten bis zum letzten Abflug 12–19 min. Bei einer fünften Beobachtung, die 51 min vor Sonnenaufgang begann, war das Gros der Vögel schon abgeflogen. Der Osthorizont war zwar an diesem Morgen sehr dunkel bewölkt, aber um den Zenit war der Himmel offen mit einem sehr hellen, abnehmenden $\frac{3}{4}$ -Mond. Dies scheint einen sehr frühen Abflug verursacht zu haben.

3. Die äusseren Zeitgeber

3.1. Sonnenstand

Die frühesten der insgesamt 533 in den vier Wintern beobachteten Einzelabflüge (Schübe) liegen 4 min, die spätesten über 50 min nach Sonnenuntergang (Abb. 6). Die durchschnittlichen Abflugzeiten (dAzt) der 191 Beobachtungsabende liegen zu 95 % in der Zeit zwischen 10 und 40 min, zu 49 % zwischen 20 und 30 min nach Sonnenuntergang (Abb. 7).

Aus Korrelationsrechnungen geht hervor, dass die durchschnittliche Abflugzeit (dAzt) am besten mit dem Zeitpunkt korreliert, wo die Sonnenmitte $4,7^\circ$ unter dem astronomischen Horizont steht. Wir bezeichnen diesen Zeitpunkt als «Dämmerungszeitpunkt» DMZ. Dieser entspricht im Dezember etwa 28 min, im Oktober und Februar/März etwa 23 min nach dem astronomischen Sonnenuntergang. Zu diesem Zeitpunkt ist die Helligkeit an klaren Tagen auf weniger als 15 Lux, an trüben Tagen

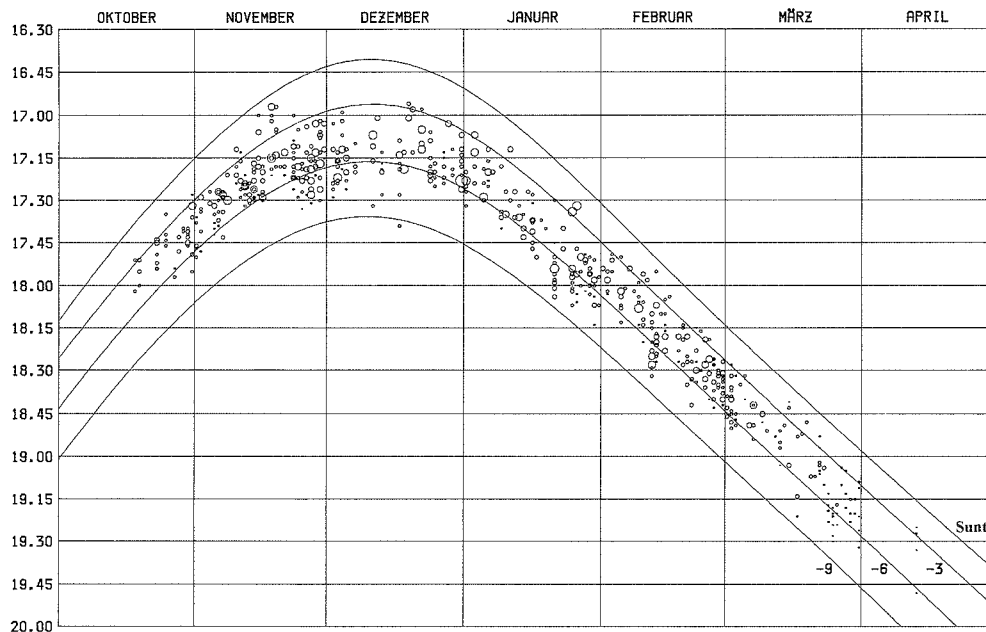


Abb. 6. Sämtliche beobachteten Abflüge (total 533) von den Sammelplätzen während aller vier Beobachtungsperioden in Bezug zum Sonnenstand. Die oberste Kurve zeigt die Zeiten des Sonnenuntergangs (Sunt) im astronomischen Horizont, die unteren Kurven diejenigen des Sonnenstandes von 3°, 6° und 9° unter dem Horizont während der Wintermonate. Die Grösse der Kreisflächen entspricht der Anzahl Individuen (Total Krähen und Dohlen), die an dem Abflug beteiligt waren (grösster Kreis = 1000 Ind., kleinste Kreise 2–4 Ind.). – All observed departures (total 533) from the assembly places during the four observation periods in relation to the position of the sun. The top curve shows the time of sunset (Sunt) in the astronomical horizon, the lower curves the time of the position of the sun 3°, 6° and 9° below the horizon during the winter months. The size of the small circles corresponds to the number of individuals (Carrion crows and Jackdaws): Largest circle = 1000 individuals, minimum circles = 2–4 individuals.

auf weniger als 2 Lux gesunken. Von den 191 dAzt-Werten liegen 15 im Intervall zwischen 20 und 10 min vor dem berechneten Dämmerungszeitpunkt DMZ, 164 Werte (= 86 %) im Intervall zwischen 10 min vor und 10 min nach DMZ und 12 im Intervall zwischen 10 und 20 min nach DMZ. Die grössten Abweichungen betrugen 19 min vor (am 13. Februar 1995) und 16 min nach DMZ (am 17. Dezember 1994). Mit dieser einzigen Variablen DMZ erhalten wir den schon fast erschreckend hohen Korrelationskoeffizienten 0,9847. Die zugehörige Regressionsfunktion lautet:

$$dAzt_{(\text{berechnet})} = 0,618 + 0,965 \times DMZ$$

Es ist offenkundig, dass – über den ganzen

Winter gesehen – der wechselnde Zeitpunkt des Sonnenuntergangs- bzw. eines bestimmten Dämmerungszeitpunktes die entscheidende Rolle spielt (dAzt korreliert mit DMZ noch etwas besser als mit dem astronomische Sonnenuntergangszeitpunkt Sunt, Abb. 9).

Welches sind aber die Zeitgeber an den Tagen ohne Sonnensicht? Wir untersuchen im folgenden, ob neben DMZ noch andere Variablen als Zeitgeber in Frage kommen.

3.2. Helligkeit

3.2.1. Allgemeines

Die Ergebnisse von Kap. 3.1 legen die Vermutung nahe, dass der Aufbruch von den Sam-

melplätzen durch eine bestimmte Helligkeit ausgelöst wird, nämlich durch denjenigen Dämmerungszustand, der dem Sonnenstand von $-4,7^\circ$ entspricht. Wenn dies zutrifft, so müssen die Abflüge bei trübem Wetter früher erfolgen als bei klarem.

Das ist tatsächlich der Fall. Aber die Hypothese, dass der Abflug allein durch eine bestimmte Helligkeit ausgelöst werde, hält weder der direkten Beobachtung noch einer statistischen Prüfung stand.

Wäre als Auslöser der Abflüge allein ein bestimmter Helligkeitsgrad verantwortlich, so müssten diese an extrem trübigen Tagen etwa 15 min früher erfolgen als an wolkenlosen Ta-

gen (vgl. die Helligkeitskurven in Abb. 5). In Wirklichkeit liegen aber die durchschnittlichen Abflugzeiten an trübigen Tagen (Bewölkungsgrad BG 8–10) im Durchschnitt nur gerade 5,5 min früher als an klaren Tagen (BG 0–2; Abb. 8). Die effektiv festgestellten mittleren Abflugzeiten stellen also eine Resultante zwischen dem Zeitgeber Helligkeit und der «inneren Uhr» dar (vgl. das Zitat S. 263, aus Aschoff 1958). Und in Übereinstimmung mit Aschoff (1960: 24: «More important than these external influences are the endogenous ones.») können wir feststellen, dass die «innere Uhr» die stärkere Komponente liefert als der äussere Zeitgeber. Man kann sogar den Schluss ziehen,

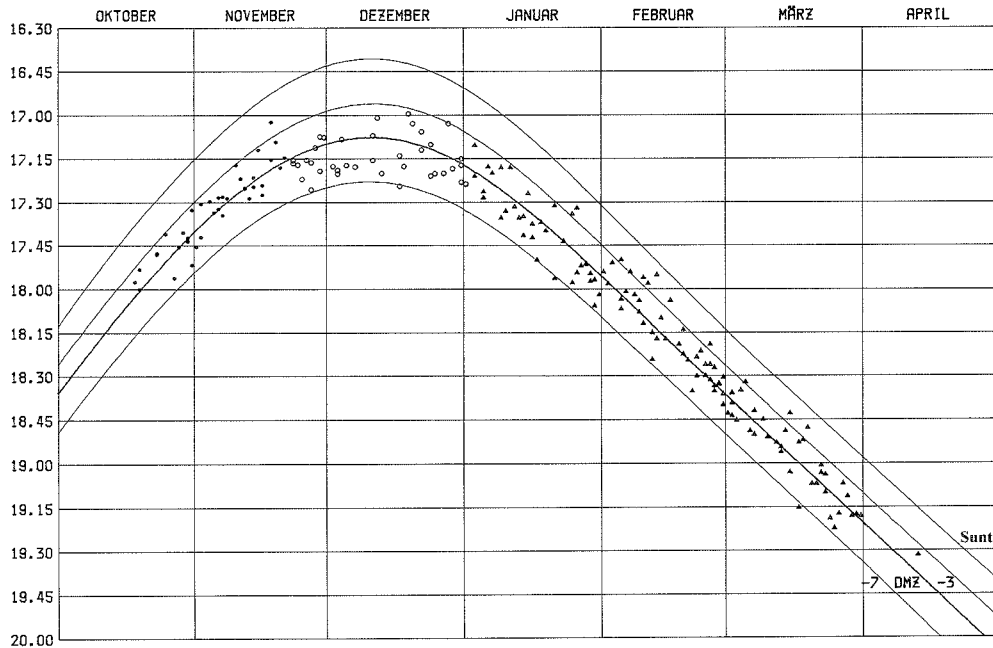


Abb. 7. Mit den Individuenzahlen gewichtete durchschnittliche Abflugzeiten von den Sammelplätzen während allen vier Beobachtungsjahren (total 191 Beobachtungsabende) in Bezug zum Sonnenstand. Die oberste Kurve zeigt die Zeiten des Sonnenuntergangs (Sunt) im astronomischen Horizont, die beiden unteren fein gezogenen Kurven zeigen die Zeiten des Sonnenstandes von -3° und -7° . Die fett gezogene Kurve zeigt die den durchschnittlichen Abflugzeiten am besten angepasste Kurve. Diese entspricht einem Sonnenstand von $-4,7^\circ$ (= «Dämmerungszeitpunkt» DMZ). Punkte, Kreise und Dreiecke entsprechen drei Zeitabschnitten wie in Abb. 8. – Mean time of departure from the assembly places weighted by the number of individuals, during the four observation periods (total of 191 evenings) in relation to the position of the sun. The top curve shows the time of sunset (Sunt) in the astronomical horizon, the two thin lower curves show the time of sun position -3° , -7° . The fat curve (DMZ) shows the sun position of $-4,7^\circ$, i.e. the curve corresponding best with the mean departure time. Dots, circles and triangles correspond to the three sub-periods as in fig. 8.

dass die «inneren Uhr» mit ihrem zirkadianen Rhythmus auf wenige Minuten genau läuft.

3.2.2. Statistische Erfassung des Einflusses der Helligkeit

Um den Einfluss von mehr als einer Variablen auf die durchschnittliche Abflugzeit dAzt zu untersuchen, wurde die Methode der mehrfachen linearen Regression angewendet. Wir machen den Ansatz

$$dAzt_{(\text{berechnet})} = a_0 + a_1x_1 + a_2x_2 + \dots + a_nx_n$$

$x_1, x_2, \dots, x_n$ sind die verschiedenen Variablen, $a_1, a_2, \dots, a_n$ sind die zugehörigen Regressionskoeffizienten; a_0 ist eine Konstante.

Die Konstante und die Regressionskoeffizienten sind so zu bestimmen, dass die Summe der Quadrate der Differenzen zwischen den beobachteten und den berechneten Abflugzeiten ein Minimum wird. Die Lösung des Problems besteht dann darin, mit möglichst wenigen Variablen für alle 191 Beobachtungsabende Werte für $dAzt_{(\text{berechnet})}$ zu finden, die mit den Werten $dAzt_{(\text{beobachtet})}$ möglichst gut übereinstimmen.

Die Untersuchung hat ergeben, dass wir das beste Resultat erhalten, wenn wir unter den insgesamt 32 Variablen als zweite zusätzlich zu DMZ die Variable ILBG (Logarithmus des Luxwertes, Tab. 1, Ziffer 3) berücksichtigen.

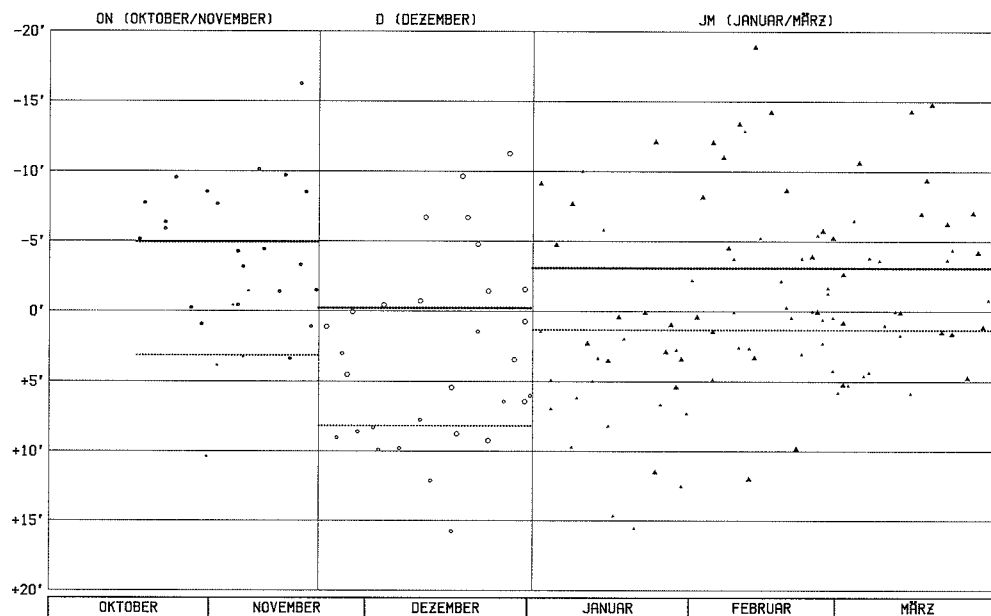


Abb. 8. Abweichungen der durchschnittlichen Abflugzeiten vom Dämmerungszeitpunkt DMZ (= Zeit des Sonnenstandes $-4,7^\circ$) bei hellem Wetter (Bewölkungsgrad 0–2, kleine Symbole) und bei trübem Wetter (Bewölkungsgrad 8–10, grosse Symbole) in den drei Zeitabschnitten ON = 18. Oktober – 21. November (Punkte), D = 22. November – 1. Januar (Kreise), JM = 2. Januar – 13. April (Dreiecke). Die punktierten Strecken zeigen die durchschnittlichen Abweichungen von DMZ bei hellem Wetter (untere, dünne Linien) bzw. bei trübem Wetter (obere, fette Linien) innerhalb der drei Zeitabschnitte ON, D und JM. – Deviation of the mean departure time from DMZ (= time of sun position $-4,7^\circ$) in clear weather (cloud cover = BG 0–2, small symbols) and in dull weather (cloud cover = BG 8–10, large symbols) during three sub-periods: ON = 18 October – 21 November (dots), D = 22 November – 1 January (circles) and JM = 2 January – 13 April (triangles). The dotted lines show the mean deviations from DMZ in clear weather (lower, thin line) and dull weather (upper, fat line) during the three sub-periods ON, D and JM.

Die Regressionsfunktion mit diesen zwei Variablen lautet:

$$dAzt_{(berechnet)} = -0,340 + 1,024 \times DMZ \\ -0,138 \times ILBG$$

Der multiple Korrelationskoeffizient, welcher den Zusammenhang zwischen der durchschnittlichen Abflugzeit dAzt einerseits und dem Dämmerungszeitpunkt DMZ sowie der Helligkeit ILBG andererseits ausdrückt, erreicht jetzt den Wert $r = 0,9905$. In der Darstellung 2 von Abb. 9 sind, analog zur Darstellung 1, die nicht durch DMZ und ILBG erklärbaren Abweichungen

$$y = dAzt_{(beobachtet)} - dAzt_{(berechnet)}$$

aufgetragen. Darstellung 2 zeigt, dass diese deutlich weniger streuen als die Werte in der Darstellung 1. Dort betrug die Standardabweichung $s = 6,8$ min, in der Darstellung 2 nur noch 5,4 min.

3.3. Weitere äussere Faktoren

Neben dem Dämmerungszeitpunkt DMZ und dem Helligkeitsgrad ILBG hat von den verbleibenden 30 Variablen der Bewölkungsgrad BG

den grössten Einfluss. Mit der Regressionsfunktion

$$dAzt_{(berechnet)} = -0,507 + 1,044 \times DMZ \\ -0,226 \times ILBG - 0,027 \times BG$$

beträgt der multiple Regressionskoeffizient $r = 0,9996$. Die durch die drei Variablen nicht erklärbaren Restwerte in der Darstellung 3 von Abb. 9 werden verschwindend klein. Um sie deutlicher hervortreten zu lassen, wurde in der Darstellung 3* von Abb. 9 für die y-Werte ein anderer Massstab gewählt. Die Standardabweichung beträgt jetzt nur noch 1,1 min. Die Helligkeitsvariable ILBG ist definitionsgemäss von BG abhängig. Das ist aber statistisch kein Hindernis, BG als dritte Variable noch selbstständig zu betrachten.

Das dritte und das vierte Glied der Regressionsfunktion, also $-0,226 \times ILBG$ und $-0,027 \times BG$, sind negativ. Beide bewirken somit, dass die berechnete Abflugzeit nach vorne verschoben wird. Bei geringer Bewölkung ist vor allem der Einfluss des dritten Gliedes $-0,226 \times ILBG$ wirksam. Mit stärkerer Bewölkung wird dieser Einfluss kleiner. Aber jetzt wird die berechnete Abflugzeit durch das vierte Glied $-0,027 \times BG$ stärker vorverschoben. Durch diese doppelte Wirkung der Regressionsfunk-

Tab. 2. Einfluss weiterer Faktoren auf die durchschnittliche Abflugzeit, wenn sie je einzeln als vierte Variable eingesetzt werden. p bedeutet hier den Signifikanzgrad des partiellen Korrelationskoeffizienten. Dieser ist ein Mass für den zusätzlichen Einfluss der vierten Variablen (* bedeutet $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$). – *Effects of additional variables on mean departure time when added separately as fourth variable with p-values of the partial correlation coefficient.*

	Variable Grösse	Einfluss auf dAzt	p
1.	Sunt Sonnenuntergangszeitpunkt	später	<10 ⁻¹⁰ ***
2.	χ^2 (siehe Tab. 1, Ziffer 3)	früher	<10 ⁻⁴ ***
3.	Rg Regen	früher	<10 ⁻⁴ ***
4.	SuntVo Sonnenuntergangszeitpunkt am Vortag	später	0,004 **
5.	B4 Nebensammelplatz «Schärmenwald 1»	früher	0,006 **
6.	Do Anwesenheit von Dohlen	früher	0,008 **
7.	B1 Hauptsammelplatz Bäume Rothus	später	0,013 *
8.	B5 Nebensammelplatz Hochhäuser Ostermundigen	früher	0,08
9.	W7 Wind aus West (mässig, böig oder stark)	früher	0,11
10.	B7 Nebensammelplatz «Schärmenwald 2»	später	0,19
11.	GKr Gesamtzahl anwesender Vögel	später	0,21
12.	B6 Nebensammelplatz Felder	später	0,34
13.	Ws Windstärke	früher	0,36

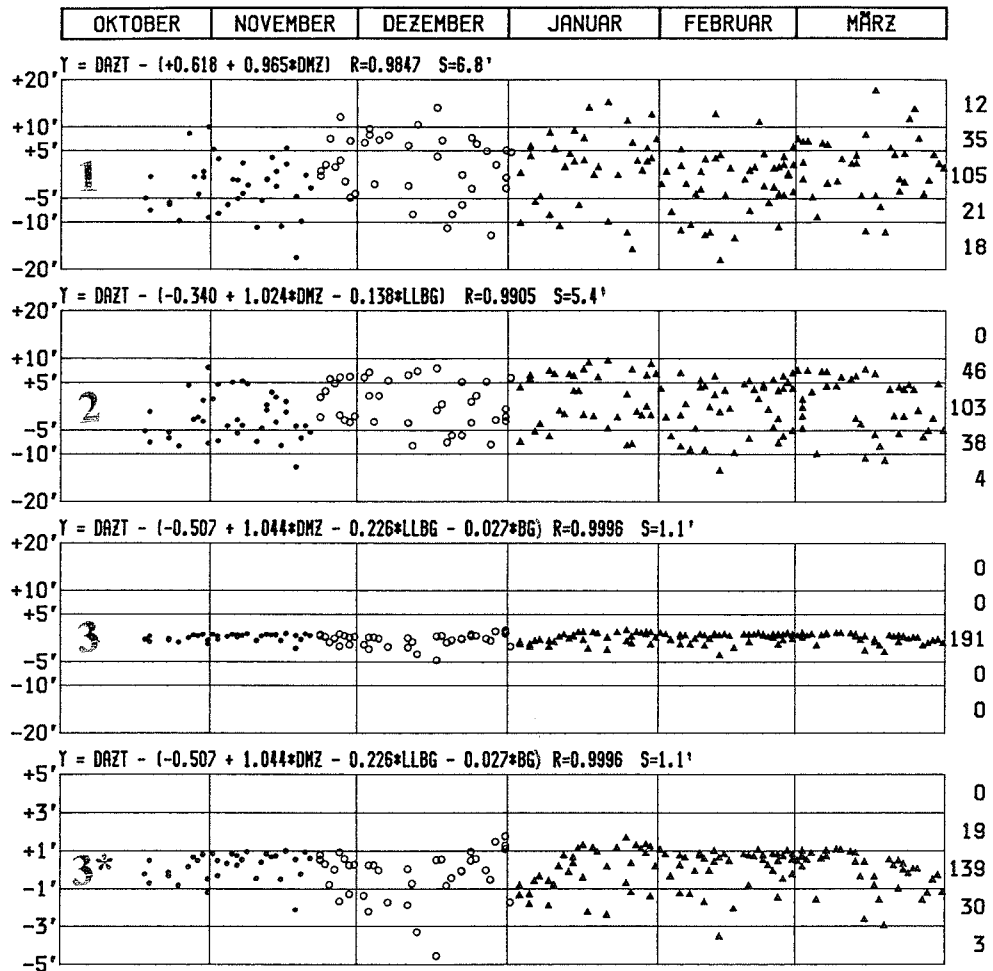


Abb. 9. Einfluss verschiedener Variablen auf die durchschnittliche Abflugzeit. 1: Nur Dämmerungszeitpunkt (DMZ) berücksichtigt. 2: DMZ und Helligkeit (ILBG) berücksichtigt. 3: DMZ, ILBG und Bewölkungsgrad (BG) berücksichtigt. 3*: Wie 3, aber anderer y-Massstab. Aufgetragen sind die Abweichungen der beobachteten durchschnittlichen Abflugzeiten dAZt von den aus den Variablen berechneten Zeiten, d.h. die durch die berücksichtigten Variablen nicht erklärten Restwerte in min. Die Übereinstimmung der beobachteten mit den berechneten Zeiten, ausgedrückt durch den Korrelationskoeffizienten r, erhöht sich in den Darstellungen 1 bis 3 von 0,9848 auf 0,9996. – Influence of different variables on mean departure time: 1: Only the time of sun position -4.7° (DMZ) is taken into consideration. 2: DMZ and light intensity (ILBG) are taken into consideration. 3: DMZ, ILBG and cloud cover (BG) are taken into consideration. 3*: Like 3, but with different y-scale. All diagrams show the deviations (min) of the observed mean departure times (dAZt) from the calculated times, i.e. the residual value of deviation not explained by the variables taken into consideration. The degree of correspondence of the observed with the calculated times, expressed by the coefficient of correlation, increases from 0.9848 to 0.9996 between diagram 1 and 3.

tion zu Darstellung 3 kommt die erstaunliche Verkleinerung der Reststreuung von Darstellung 2 zu Darstellung 3 bzw. 3* zustande.

Werden nun die noch verbleibenden 29 Variablen der Reihe nach als vierte Variable eingesetzt und auf ihren Einfluss als Zeitgeber geprüft, so erhalten wir die in Tab. 2 wiedergegebene Rangliste der ersten 13 Variablen. Bei einer Signifikanzgrenze von $p = 0,05$ ergeben sich bei den ersten 7 Rängen statistisch noch signifikante Verbesserungen, die sich quantitativ allerdings nur noch sehr geringfügig auswirken können. Bei den Rängen 3, 5–10, 12 und 13 handelt es sich um Variablen, die häufig den Wert 0 haben.

3.4. Unterschiedliches Verhalten in den drei Zeitabschnitten Oktober–November (ON), Dezember (D) und Januar–März (JM)

Verfolgt man das Verhalten der Krähen über die ganze Beobachtungsperiode von Oktober bis März, so zeigt sich als auffälligstes Ergebnis die in Abb. 6 und 7 dargestellte Anpassung an die sich verändernden astronomischen Verhältnisse, dies in Übereinstimmung mit den Untersuchungen von Stork, Pflugbeil und anderen Autoren. Eine weiterführende statistische Verarbeitung unserer Beobachtungsdaten fördert aber noch einige feinere Verhaltensänderungen zutage, die sich der generellen Anpassung an den Sonnenlauf überlagern.

3.4.1. Verschiedene Beträge des Unterschiedes zwischen hellen und trüben Tagen

Die durchschnittlichen Abflugzeiten liegen an klaren Tagen verständlicherweise deutlich später als an trüben Tagen. Nicht ohne weiteres zu erwarten war der Befund, dass dieser Unterschied in den Zeitabschnitten ON und D mit 8,1 bzw. 8,4 min bedeutend grösser ist als im Zeitabschnitt JM (4,4 min, Abb. 8). Daraus kann geschlossen werden, dass im Zeitabschnitt Januar–März die Komponente «innere Uhr» gegenüber den äusseren Zeitgebern an Gewicht zunimmt, nachdem sie von Oktober–November bis Dezember zunächst abgenommen hat. Dies könnte mit Veränderungen im

endokrinen Jahreszyklus der Vögel zusammenhängen.

3.4.2. Verschiedene Helligkeit bei der durchschnittlichen Abflugzeit dAZt

Ein weiterer bemerkenswerter Unterschied im Verhalten der Krähen in den drei definierten Zeitabschnitten ON, D und JM geht schon aus Abb. 7 hervor: Die durchschnittlichen Abflugzeiten dAZt sind in den drei Zeitabschnitten ungleich auf die beiden Seiten der DMZ-Kurve verteilt. Die statistische Analyse ergibt, dass die Vögel in der Zeit der frühesten Sonnenuntergänge (Zeitabschnitt D) erst bei deutlich geringerer Helligkeit abfliegen (durchschnittliche Abflugzeit bei etwa 1,6 Lux) als in den Zeitabschnitten ON (3,8 Lux) und JM (8 Lux). Die durchschnittliche Abweichung des dAZt- vom DMZ-Wert beträgt im Oktober/November $-2,0$ min, im Dezember $+3,6$ min, im Januar/März $-0,7$ min. Der Unterschied zwischen Oktober/November und Dezember (5,6 min) ist mit $p = 0,0002$, der Unterschied zwischen Dezember und Januar/März (4,3 min) mit $p = 0,0011$ gut gesichert. Die Streuung erscheint im Zeitabschnitt Januar/März grösser als in den beiden andern. Dieser Unterschied ist jedoch statistisch nicht gesichert ($p > 0,05$).

Dass die Tendenz, erst bei geringerer Helligkeit (d.h. «zu spät») abzufliegen, von Oktober–November bis Dezember zunimmt und nachher wieder abnimmt, ergibt sich aus der Tatsache, dass die tägliche Verschiebung des Sonnenuntergangs und damit die nötige Korrektur der «inneren Uhr» im Abschnitt Oktober–November bis zum frühesten Sonnenuntergang am 12. Dezember negatives und nachher positives Vorzeichen hat: Der Einfluss der «inneren Uhr» führt genau zu diesem Effekt. Es ist aber bemerkenswert, dass es sich bei diesen Unterschieden nur um wenige Minuten handelt.

4. Diskussion

4.1. Literaturangaben

Winterliche Schlafplätze und Schlafplatzflüge von Corviden sind schon mehrfach beschrie-

ben worden. Besonders ausführliche Studien wurden von Stork et al. (1976) und Stork & Jänicke (1977) im Bereich des Berliner Zentralflughafens Tegel mit Hilfe von Radarbeobachtungen durchgeführt. Dort befindet sich einer der grössten Krähenschlafplätze Europas mit bis zu 80 000 Individuen von Saatkrähen *Corvus frugilegus* L., Nebelkrähen *Corvus corone cornix* L. und Dohlen *Corvus monedula* L., welche eine Gefahr für den Flugbetrieb darstellen können. Während einer neuen Beobachtungsperiode im gleichen Gebiet in den Jahren 1978–1981 wurde dieser seit mindestens 8 Jahrzehnten bekannte Schlafplatz allmählich aufgegeben und 2 km weiter nach Süden verlegt (Stork 1989).

Die Anflüge zu den Sammelpätzen beginnen in Berlin nach Stork et al. (1976: 300) etwa 90 min vor Sonnenuntergang und dauern bis zum Absinken der Helligkeit unter 30 Lux nach Sonnenuntergang. Der abschliessende Schlafplatzflug erfolgt nach Abfall der Helligkeit unter 1 Lux 20–40 min nach Sonnenuntergang und dauert etwa 10–15 min. Von den die Flüge beeinflussenden Wetterfaktoren Wind, Bewölkung, Niederschlag und Sicht wird von Stork (1989) exemplarisch nur die Wirkung des Windes beschrieben. Wind wirkt sich nicht nur auf die Fluggeschwindigkeit, sondern auch auf die Flughöhe aus: Gegenwind bewirkt allgemein geringe Flughöhen.

Der morgendliche Ausflug aus dem Schlafplatz erfolgt bei Stork et al. (1976: 302) 20–30 min vor Sonnenaufgang, sobald die Lichtwerte des Himmels gegen 1 Lux und höher steigen, und dauert 5–10 min. Die meisten Krähen verlassen zügig den Schlafplatzbereich. Eine Reihe von Trupps lässt sich aber noch einmal auf den abendlichen Hauptsammelpätzen nieder.

Pflugbeil (1938) beschreibt einen seit mindestens 1890 bestehenden gemischten, hauptsächlich von Saatkrähen und Dohlen, zu einem kleinen Teil auch von Raben- und Nebelkrähen genutzten Schlafplatz in einem Fichtenwald bei Chemnitz, den er während 13 Wintern beobachtete. Die Zahl der gemeinsam nächtigenden Vögel lag dort von Oktober bis März meist zwischen 1000 und 5000 Individuen. Nach dem Anflug aus den Nahrungsrevieren «etwa eine Stunde vor Beginn der Dämmerung» sam-

melten sich die Krähen an einem bestimmten Flurstück nicht zu fern des Schlafplatzes etwa eine halbe Stunde lang. «Der Aufbruch erfolgt dann, wenn auch nicht geschlossen, so doch innerhalb kürzerer Zeit. Einige mächtige Flugschleifen über dem Wald – die Rabenkrähen haben schon vorher kreisend sondiert – und unter gewaltigem Lärm fällt der Schwarm ein. Allmählich tritt Ruhe ein, nur in Mondnächten flackert die Unruhe, besonders der Dohlen, immer wieder auf.» (S. 211f.). Als weitere Besonderheiten der Rabenkrähen stellt Pflugbeil fest, dass sie am Schlafplatz einen starken Zusammenschluss erkennen lassen, am vorsichtigsten sind und höher in den Wipfeln schlafen als die anderen Corviden. In Ausnahmefällen übernachteten Rabenkrähen – und nur diese Art – auch auf dünnem Eis eines gefrorenen Sees. Endlich stellt Pflugbeil fest, dass sich die Rabenkrähen schon im Februar aus dem Verband lösen. Systematische Beobachtungen über den zeitlichen Verlauf der Schlafplatzflüge hat er nicht angestellt.

Schmidt (1999) berichtet über 20-jährige Beobachtungen an einem ganzjährig besetzten, im Sommer von Dohlen und im Winter von Saatkrähen dominierten Schlafplatz mit bis zu 5 000 Individuen bei Bad Salzungen in Thüringen. Er unterscheidet Vorsammelpätze, Sammelpätze und Schlafplatz.

In der Schweiz berühren Riggenbach (1970) in einer Arbeit über Dohlen und Fankhauser (1994) in einer Arbeit über Saatkrähen auch die Schlafplatzfrage. Riggenbach gibt sehr viele Einzelbeobachtungen, bei denen die Dohlen an ihren Winterschlafplätzen in der Umgebung von Basel mit Saatkrähen, seltener mit Rabenkrähen vermischt waren. Fankhauser (1994: 181) stellt in seiner Monographie über die Berner Saatkrähen im Winter 1992/93 einen Hauptsammel- und Schlafplatz im Dählhölzli fest sowie «ein räumlich ineinander verschachteltes Nebensammel- und Schlafplatzsystem im NE an der Stadtpерipherie bei 'Rothus'».

4.2. Vergleich unserer Feststellungen mit den Literaturangaben

Der in den Kap. 2.1 und 2.2 beschriebene Szenenablauf an «unserem» Schlafplatz hätten-

berg weicht in mehreren Punkten von den Angaben anderer Autoren ab. Übereinstimmung besteht – nur mit Ausnahme der Arbeit von Riegenbach (1970) – darin, dass zwischen Sammelplätzen und Schlafplatz unterschieden wird und dass der Aufbruch von den Sammelplätzen zum Schlafplatz das zeitlich am besten erfassbare Einzelereignis ist. Unterschiede stellen wir in folgenden Punkten fest:

(1) Die über eine lange Zeit verteilten Anflüge von den Tagesaufenthaltssorten zu den Sammelplätzen erfolgen im Falle von Berlin/Tegel in grosser Höhe. «Die grossen Flughöhen (bis zu 1000 m) werden meist erst direkt über den zentralen Sammelplätzen verlassen; die Krähen trudeln dann fast senkrecht zu den bereits in den Bäumen oder auf den Freiflächen versammelten Artgenossen herunter.» (Stork 1989: 204). Demgegenüber fliegen «unsere» Krähen schon auf dem Weg von den Tagesaufenthaltssorten zu den Sammelplätzen in Höhen von höchstens 100–200 m.

(2) Während unser Schlafplatz in einem reinen Fichtenbestand liegt, sprechen Riegenbach (1970) und Schmidt (1999) von Schlafplätzen in Laubgehölzen.

(3) Der morgendliche Abflug beginnt bei uns früher, dauert aber etwas länger als in Berlin. Einen Zwischenhalt auf Sammelplätzen konnten wir am Morgen nie beobachten.

4. Die auffallendste Besonderheit im Verhalten der Berner Rabenkrähen gegenüber demjenigen der Corviden von Berlin, Chemnitz, Bad Salzungen und Basel besteht aber darin, dass «unsere» Krähen zwischen dem Abflug von den Sammelplätzen und dem Einfallen zum Schlafplatz langdauernde Rundflüge einlegen, die anderswo zu fehlen scheinen. Riegenbach (1970) spricht nur einmal (S. 262) von einer ähnlichen Verhaltensweise von «Dohlen und Krähen», und Pflugbeil (1938, vgl. obiges Zitat) weist einmal auf eine solche Beobachtung bei Rabenkrähen hin. Es scheint sich hier in der Tat um einen bemerkenswerten artbedingten Unterschied im Verhalten von Rabenkrähen gegenüber demjenigen von Saatkrähen und Dohlen zu handeln. Bei den genannten Autoren treten Rabenkrähen (und teilweise Nebelkrähen), wenn überhaupt, nur als Begleiter von Saatkrähen und Dohlen auf, während es sich

bei uns um reine Rabenkrähenschwärme handelt, nur zeitweise vermischt mit Dohlen.

Der genannte Unterschied – das Fehlen von «Rundflügen» zwischen Sammelplätzen und Schlafplatz bei den Saatkrähen – erschwert den statistischen Vergleich des zeitlichen Verhaltens. In erster Annäherung stimmen die zeitlichen Angaben anderer Autoren, soweit solche vorhanden sind, mit unseren Feststellungen gut überein. Die Abflüge liegen nach Stork et al. (1976) 20–40 min nach Sonnenuntergang, bei uns fallen 95 % in die Zeit zwischen 10 und 40 min nach Sonnenuntergang. Aber während das Abfliegen von den Sammelplätzen im Falle der Saatkrähen direkt zum Schlafplatz führt, beginnt damit bei den Rabenkrähen erst das langdauernde Zwischenspiel der «Rundflüge». Dabei ist noch zu bedenken, dass der Sonnenlauf in Berlin auf über 52° geographischer Breite flacher verläuft als bei uns auf 47° und die Dämmerung somit länger dauert. Man kann schliessen, dass die Saatkrähen die Zeit, welche die Rabenkrähen für die Rundflüge aufwenden, bereits auf den Schlafplätzen verbringen. Das Einfallen zum Schlafplatz erfolgt bei den Rabenkrähen erst bei grösserer Dunkelheit.

Die genannten Unterschiede im Verhalten der drei Corvidenarten sollten näher untersucht werden. Insbesondere wäre zu prüfen, ob bei den recht markanten Unterschieden neben genetisch-artspezifischen Faktoren auch lokale «Traditionen» eine Rolle spielen.

Zusammenfassung

An einem winterlichen Schlafplatz von Rabenkrähen *Corvus corone corone*, zeitweise vermischt mit Dohlen *Corvus monedula*, wurde während vier Wintern an insgesamt 191 Beobachtungsabenden das Verhaltensmuster bei den Schlafplatzflügen und insbesondere deren zeitlicher Ablauf unter verschiedenen äusseren Bedingungen untersucht. Für jeden Abend wurden die durchschnittliche Abflugzeit der Vögel von den Sammelplätzen zum Schlafplatz ermittelt und die jeweiligen meteorologischen Bedingungen notiert. Die durchschnittlichen Abflugzeiten bilden den Gegenstand umfangreicher statistischer Auswertungen. Sie lassen sich am besten mit demjenigen Dämmerungsstadium korrelieren, bei dem die Sonnenmitte 4,7° unter dem Horizont steht. Sie werden aber zusätzlich vom Bewölkungsgrad und von der

Helligkeit beeinflusst. Allein durch Berücksichtigung dieser drei Informationen lässt sich ein multipler Korrelationskoeffizient von $r = 0,9996$ ermitteln. Der Einfluss weiterer Faktoren (es wurden insgesamt 32 Variablen in die Untersuchung einbezogen) ist demgegenüber unbedeutend. Es werden Verhaltensunterschiede in den drei Zeitabschnitten Oktober–November, Dezember und Januar–März festgestellt und analysiert.

Das Verhaltensmuster der Berner Rabenkrähen zeigt charakteristische Unterschiede gegenüber dem von anderen Autoren beschriebenen Verhalten von Saatkrähen und Dohlen.

Literatur

- ASCHOFF, J. (1954): Zeitgeber der tierischen Tagesperiodik. *Naturwiss.* 41: 49–56. – (1958): Tierische Periodik unter dem Einfluss von Zeitgebern. *Z. Tierpsychol.* 15: 1–30. – (1960): Exogenous and Endogenous Components in Circadian Rhythms. *Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol.* 25: 11–28.
- ASCHOFF, J. & D. VON HOLST (1962): Schlafplatzflüge der Dohle *Corvus monedula*. *Proc. XII Int. Ornithol. Congr. Helsinki*: 55–70.
- ASCHOFF, J. & R. WEVER (1962): Beginn und Ende der täglichen Aktivität freilebender Vögel. *J. Ornithol.* 103: 2–27.
- FANKHAUSER, T. (1994): Raumnutzung und Nahrungserwerb von sesshaften Saatkrähen *Corvus frugilegus* bei Bern im Winter. *Ornithol. Beob.* 91: 173–193.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. (1962): Die Brutvögel der Schweiz. *Aargauer Tagblatt*, Aarau.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. & K. M. BAUER (1993): *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Bd. 13. Aula, Wiesbaden.
- KRAUSE, B. & P. METZLER (1988): *Angewandte Statistik. Lehr- und Arbeitsbuch für Psychologen, Mediziner, Biologen und Pädagogen*. 2. Aufl. VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlin.
- LINDER, A. (1960): *Statistische Methoden für Naturwissenschaftler, Mediziner und Ingenieure*. 484 S. Birkhäuser, Basel.
- PFLUGBEIL, A. (1938): Beobachtungen an einem Winterschlafplatz der Krähen. *Mitt. Ver. Sächs. Ornithol.* 5/6: 206–212.
- RIGGENBACH, H. E. (1970): Vorkommen und Schlafplätze der Dohle *Corvus monedula* in der Umgebung von Basel. *Ornithol. Beob.* 67: 255–269.
- SCHMIDT, K. (1999): Mehrjährige Beobachtungen an einem Krähen-Dohlen-Schlafplatz in Bad Salzungen, Südwest-Thüringen. *Mitt. Ver. Sächs. Ornithol.* 8, Sonderheft 2: 77–93.
- STORK, H.-J. (1989): Radarbeobachtung regionaler Vogelbewegungen, erläutert am Beispiel der in Berlin überwinternden Krähen und Dohlen. *Vogel und Luftverkehr* 9/2: 195–219.
- STORK, H.-J. & B. JÄNICKE (1977): Radarbeobachtungen der Schlafplatzflüge in Berlin überwinternder Krähen. *Ornithol. Ber. Berlin (West)* 2: 151–174.
- STORK, H.-J., B. JÄNICKE & U. WENDENBURG (1976): Schlafplatzflüge überwinternder Krähen und Kollisionsgefahren mit Flugzeugen im Bereich des Flughafens Berlin-Tegel. *Ornithol. Ber. Berlin (West)* 1: 295–316.

Manuskript eingegangen 9. April 1999

Bereinigte Fassung angenommen 17. Mai 2000