

Ruhe und Schlaf bei Vögeln

von Dr. Arnd Stiefel, Halle

Zweite, unveränderte Auflage

Mit 108 Abbildungen



Die Neue Brehm-Bücherei

A. Ziemsen Verlag · Wittenberg Lutherstadt · 1979

Vorwort

Seit mehreren hundert Jahren beschäftigen sich Ornithologen und Naturwissenschaftler mit dem Schlafverhalten der Vögel. Zunächst erregten Massenübernachtungen ihre Aufmerksamkeit. Erst viel später widmeten sich Artspezialisten den Nächtigungsgewohnheiten ihrer Lieblingsarten. So wuchs nach und nach das Wissen auch über unauffällige Einzelgänger. Zahlreicher als die gelösten, sind jedoch die heute noch offenen Fragen. Täglich werden neue Erkenntnisse gewonnen und publiziert.

In dem zur Verfügung stehenden Raum ist es von vornherein ausgeschlossen, alle Arten ausführlich zu behandeln. Um den Überblick abzurunden, schien es andererseits interessant, den Stoff nicht nur auf mitteleuropäische Vögel zu beschränken. Selbstverständlich stehen sie im Vordergrund. Abgesehen von dem nicht vertretbaren Aufwand, der nötig wäre, um alle einschlägigen Zeitschriften durchzusehen und die oft spärlich in biologische Abhandlungen eingestreuten Daten zu finden, ist es nicht möglich, alle aufgetretenen Abweichungen auch nur stichwortartig aufzuführen. Wir müssen uns auf das Wesentliche beschränken. Die Anzahl der Arten durfte gewisse Grenzen nicht überschreiten, ebenso die Ausführlichkeit der Darstellung. Bei einigen wurde versucht, die Schilderung etwas umfassender zu gestalten, um auf die Vielseitigkeit des Verhaltens und die damit zusammenhängenden Fragen hinzuweisen.

Zusammenfassungen und Überblicke sind im Literaturverzeichnis zitiert und können zur Vertiefung herangezogen werden. Dort findet sich in den meisten Fällen weiterführende Literatur. In diesem Rahmen kann nur eine kleine Auswahl der Arbeiten gegeben werden. Schließlich sind unsere Kenntnisse bei vielen Vögeln außerordentlich mangelhaft, und es bleibt zu hoffen, daß der Band dazu beiträgt, Lücken aufzudecken, damit sie geschlossen werden können. Eine Fülle allgemeiner Probleme muß aus Platzgründen unerwähnt bleiben.

Meiner Frau, die für alle Unannehmlichkeiten Verständnis zeigte, auftretende Fragen bereitwillig diskutierte, mich bei der Korrektur des Manuskripts unterstützte und einen großen Teil der Fotos zur Verfügung stellte, danke ich herzlich. Für Hilfe bei der Literaturbeschaffung und Überlassung von Beobachtungsmaterial bin ich R. Gnielka (Halle), K.-J. Hofer (Halle), Dr. K. Liedel (Halle), Dr. H. Löhrli (Radolfzell), F. Müller (Wittgensdorf), Dr. R. Piechocki (Halle), Dr. H. Scheufler (Halle), Dr. R. Schmidt (Halle) und K. Uhlenhaut (Halle) zu Dank verpflichtet. H. Bub (Wilhelmshaven) stellte die über das gleiche Gebiet gesammelten Literaturauszüge zur

Verfügung und Dr. G. A. J. Schmidt (Kiel) überließ seine Dissertation zur uneingeschränkten Benutzung. Ihnen gilt mein besonderer Dank.

Dr. H. Löhrl (Radolfzell), K. Preywisch (Höxter), Dr. H. Scheufler (Halle), H. Schrempp (Oberrimsingen) und K. Uhlentaut (Halle) trugen durch Originalfotos zur Ausgestaltung des Bildteils bei. Dr. Witstruk erteilte die Erlaubnis zur Verwendung der im Zoo Halle fotografierten Schlafhaltungen. C. Bernhardt führte den größten Teil der technischen Arbeiten aus und half bei der Durchsicht des Textes.

Dem A. Ziemsen Verlag schulde ich Dank, da er entgegenkommend auf meine Wünsche einging und das Erscheinen dieses Bandes ermöglichte.

Halle, im März 1974

Arnd Stiefel

Inhaltsverzeichnis

1. Wesen und Funktion des Schlafes	6
2. Schlafhaltungen	8
3. Physiologische Anpassungen an Schlaf- und Ruhezustände	11
4. Fragen des Aktivitätsrhythmus	14
5. Schlafplätze und Schlafplatzflüge	22
6. Schlafdauer	25
7. Erwachen und Aktivitätsbeginn	25
8. Schlafgewohnheiten einiger Vogelgruppen in systematischer Reihenfolge	26
8.1. Ordnung Steihner (Crypturi)	27
8.2. Ordnung Flachbrustvgel (Ratitae)	27
8.3. Ordnung Hhnervgel (Galli)	31
8.4. Ordnung Kranichvgel (Grues)	43
8.5. Ordnung Wat- und Mwenvgel (Limicolae-Lari)	52
8.6. Ordnung Gnsevgel (Anseres)	72
8.7. Ordnung Flamingos (Phoenicopteri)	87
8.8. Ordnung Schreitvgel (Gressores)	89
8.9. Ordnung Greifvgel (Accipitres)	100
8.10. Ordnung Ruderfer (Steganopodes)	110
8.11. Ordnung Rhrennasen (Tubinares)	114
8.12. Ordnung Pinguine (Sphenisci)	116
8.13. Ordnung Steife (Pygopodes)	120
8.14. Ordnung Kuckucksvgel (Cuculi)	123
8.15. Ordnung Taubenvgel (Columbae)	124
8.16. Ordnung Papageien (Psittaci)	128
8.17. Ordnung Eulen (Striges)	129
8.18. Ordnung Nachtschwalben (Caprimulgi)	135
8.19. Ordnung Trogons (Trogone)	136
8.20. Ordnung Rackenvgel (Coracii)	137
8.21. Ordnung Seglerartige (Macrochires)	141
8.22. Ordnung Spechte (Pici)	144
8.23. Ordnung Sperlingsvgel (Passeres)	157
9. Literaturverzeichnis	202
10. Register	214

1. Wesen und Funktion des Schlafes

Täglich wird jeder von uns mit dem als Schlaf bezeichneten Zustand unmittelbar konfrontiert. Trotzdem ist es noch heute schwierig, eine eindeutige Definition dafür zu geben. Es ist ein aktiver rhythmischer Vorgang des Organismus, der über mehrere Vorstufen allmählich in eine Phase der Reaktionslosigkeit führt.

Im Nervensystem ist die Reizschwelle für die Wahrnehmung erhöht. Der Schlafmechanismus ist noch nicht genau bekannt. Neben chemischen Veränderungen im Gewebe werden elektrische Potentialunterschiede für das Eintreten der Ermüdung verantwortlich gemacht. Reize aus der Umwelt und psychische Faktoren spielen eine große Rolle. Die eigentliche Steuerung erfolgt endogen im Laufe des 24-Std.-Rhythmus der meisten Tiere. Während des Schlafes befindet sich das sympathische Nervensystem in Ruhe, und durch den Parasympathikus hervorgerufene Eigenheiten stehen im Vordergrund. Die auffälligsten davon sind geschlossene Augen, verengte Pupillen, langsamer Herzschlag, gedrosselter Stoffwechsel und verminderte Muskelspannung. Die *Formatio reticularis* des Gehirns ist ein stammesgeschichtlich sehr alter Teil des Nervensystems. Sie steuert Schlaf- und Wachzustand. Wenn von ihr nicht ständig Reize ausgehen, schläft das Tier ein. Sie hat einen eigenen Rhythmus, der durch andere Bereiche des Zentralnervensystems beeinflusst und gesteuert wird. Große Bedeutung kommt dabei der Hirnrinde, der grauen Substanz, zu.

Die während des Schlafes im Gehirn auftretenden elektrischen Impulse und Entladungen kann man mit Hilfe von Elektroden ableiten und erhält ein Elektroenzephalogramm (EEG). An diesem lassen sich fünf Inaktivitätsstadien unterscheiden. Die Stadien I bis IV erzeugen langsame Entladungswellen. Die Hirnrinde befindet sich im Zustand der Ruhe. Die Schlaftiefe nimmt beim „klassischen“ Schlaf von I bis IV zu. (Ruhens und Dösen stellen eine Vorstufe zu I dar.) Danach schließt sich der eigentliche Tiefschlaf an. Er wird als REM-Schlaf (Rapid Eye Movements) oder „paradoxe“ Schlaf bezeichnet. Paradox deshalb, weil es das Stadium geringster Weckbarkeit darstellt, in Wirklichkeit aber mit rasend schnellen Augenbewegungen, Zuckungen der Extremitäten und einer gesteigerten Hirnrindenaktivität gekoppelt ist.

Die Zeit des REM-Schlafes ist kurz. Beim Menschen und zahlreichen Säugetieren beträgt sie 20–25% der Gesamtschlafdauer. Nach bisher spärlichen Messungen an Vögeln soll deren paradoxer Schlafanteil bei 0,2% liegen. Jungtiere verbringen den größten Teil der verschlafenen Zeit in der REM-Phase. Erst allmählich reifen I–IV und dehnen sich aus. Paradoxe Schlaf scheint nach dem bisher Bekannten eine stammes-

geschichtlich sehr alte und ursprüngliche Eigenschaft zu sein. Er tritt jedoch bei „primitiveren“ Tierarten überhaupt nicht auf, sondern erst bei solchen, die eine graue Hirnsubstanz aufweisen, also bei Vögeln und Säugern. Wenn man Organismen längere Zeit am Erreichen des REM-Stadiums hindert, wird unmittelbar danach dieser Anteil gesteigert. Niemals überschreitet er jedoch 60%.

Ausgelöst und gesteuert wird der Tiefschlaf durch einen entwicklungs geschichtlich ebenfalls sehr alten Hirnteil (Pons). Paradoxe Schlaf tritt mehrfach in einer Ruheperiode für kurze Zeit auf. Durch Senkung der Körpertemperatur vermindert sich das Bedürfnis nach REM-Schlaf. Bei Säugetieren bleibt selbst bei Körpertemperaturen von 29 °C ein Anteil von 10% erhalten. Wie bei Vögeln ein REM-Entzug (normalerweise weniger als 1%) oder eine Senkung wirkt, wurde noch nicht untersucht. In Gefangenschaft ließ sich feststellen, daß bestimmte Exemplare mehrere Nächte hintereinander nicht in den Tiefschlaf gelangten. Sein Eintritt läßt sich bei den langhalsigen Straußenvögeln (s. dort) leicht erkennen, weil durch das Erschlaffen der Nackenmuskulatur der sonst aufgerichtete Hals herunterfällt und dann flach dem Boden aufliegt. Im REM-Stadium wird geträumt.

Schlaf ist notwendig für die Aufrechterhaltung des normalen Betriebes innerhalb des Organismus. Ein längerer Schlafentzug kann zu schweren vegetativen und zentralnervösen Störungen führen. Nach modernen Erkenntnissen handelt es sich beim Schlaf nicht schlechthin um eine passive Erholung sondern um einen aktiven Vorgang in bestimmten zentralnervösen Bereichen. Daß daneben Regenerationsvorgänge in den übrigen Körperzellen stattfinden, ist selbstverständlich.

Von Tierart zu Tierart gibt es ausgesprochen große Unterschiede im Schlafbedürfnis. Langdauernder Tiefschlaf ist für die von zahlreichen Feinden bedrohten Vögel ein mit ihrer Sicherheit unvereinbarer Luxus. Geschützt in Höhlen übernachtende Meisen schlafen wesentlich fester als ständig im Freien und womöglich noch am Boden nächtigende Arten (Ammern, Lerchen). Andererseits bringt das Höhlensuchen offensichtlich wegen der begrenzten Fluchtmöglichkeiten Nachteile. Trauerschnäpperweibchen bleiben nachts nur so lange bei den juv., wie diese unbedingt auf die Wärmezufuhr durch die Mutter angewiesen sind. Sobald ihre Thermoregulation funktioniert und der Energieverlust durch den Entwicklungsstand des Gefieders einen bestimmten Wert unterschreitet, verbringt das Weibchen die Nächte wieder draußen im Buschwerk. Meisen dagegen übernachten während großer Teile des Jahres und vor allem in der energiezehrenden kalten Jahreszeit geschützt in Höhlen. Diese Anpassung hat der Trauerschnäpper nicht nötig. Als Zugvogel hält er sich dann in wärmeren Gegenden auf.

2. Schlafhaltungen

Schlafende und ruhende Tiere befinden sich in einem Zustand stabilen Gleichgewichts. Das Nachlassen des Muskeltonus und die ausgeschaltete Gleichgewichtskontrolle könnten sonst den Schläfer in verhängnisvolle Situationen bringen. Am Boden liegende Arten können sich am ehesten eine völlige Erschlaffung ihres Körpers leisten, und zumindest Straußenvögel gelangen in die Phase des absoluten Tiefschlafs. Andere Arten sind in dieser Hinsicht noch nicht ausgiebig beobachtet.

In den Schlafstadien I–IV bleibt ein bestimmtes Maß an Muskelkontraktion erhalten. Auf Ästen schlafende Vögel gehen beim völligen Erschlaffen sämtlicher Muskeln das Risiko des Absturzes ein. Dieses wird durch einen sinnvollen Sehnenmechanismus zwar verringert, aber nicht vollkommen ausgeschlossen. Den auf Zweigen sitzenden (die meisten Singvögel, Hühnervögel) und an senkrechte Wände angeklammerten (Spechte, Baumläufer u. a.) Vögeln fehlt der REM-Schlaf oder er ist extrem kurz. Genaue Untersuchungen stehen noch aus.

Erschlaffen bei auf Ästen sitzenden Vögeln die Streckmuskeln des Oberschenkels, so sinkt der gesamte Körper bis zu der von den Bändern und Knochen des Hüftgelenks gesetzten Grenze. Eine Beugung im Hüftgelenk zieht aber ein Einknicken des Kniegelenks nach sich, da die vom Becken zum Unterschenkel ziehenden Muskeln zu kurz sind, um die Beugung eines Gelenks ohne Einknicken des anderen zuzulassen. Alle Streckmuskeln der Beine sind in dieser Haltung gedehnt. Sie können bei Erschlaffung kaum länger werden. Eine spezielle Anordnung der Muskeln und Sehnen knickt automatisch das Laufgelenk (Intertarsalgelenk) ein, beugt durch Zug der unter dem Fuß verlaufenden Sehnen die Zehen ein, preßt sie der Unterlage fest an (Abb. 1). Sehnen und Sehnencheiden der Zehenbeuger sind ineinander verzahnt und rasten ein, solange der Fuß eine Unterlage umfaßt. Sie lassen sich nur unter Anwendung von Gewalt lösen. Bei größeren Vögeln (Hühner, Krähen) kann man das Aneinanderreiben der Zähnen hören, wenn der Fuß geöffnet wird.

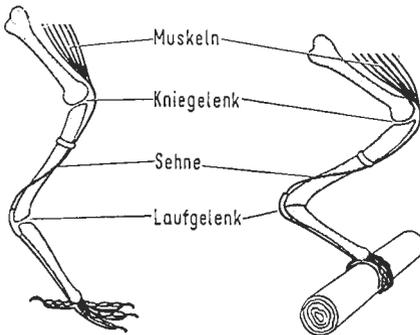
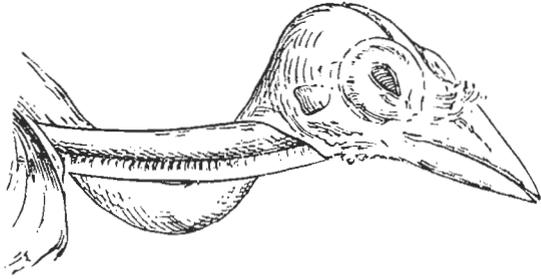


Abb. 1. Anatomie des Vogelfußes. Unter den Zehen verlaufende Sehnen führen beim Einknicken des Lauf- und Kniegelenks zu einer Krümmung der Zehen. Diese umklammern den Sitzast. Zeichnung S. Haag aus Vogt 1967

Abb. 2. Halsanatomie eines Singvogels schematisch. Aus *Stresemann* 1927–1934



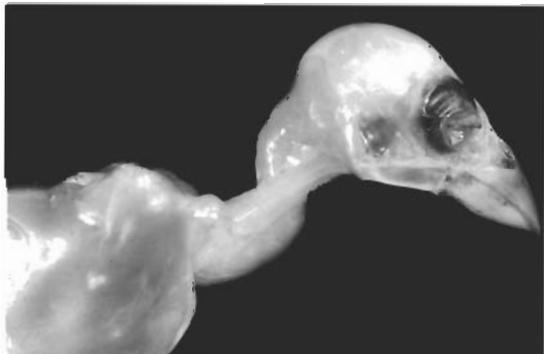
Fällt der Widerstand fort, wird der Sperrmechanismus gelöst und die Sehne durch elastische Bänder gelockert.

Ob dieser Zustand ein völliges Erschlaffen der willkürlichen Muskulatur ausgleicht, sei dahingestellt. Hier können nur intensive Beobachtungen Klarheit schaffen. Weitere Arten zeigen andere Anpassungen, die z. T. noch ungenau bekannt sind. Langbeinige Vögel (Flamingos u. a.) schlafen stehend auf einem Bein. Sie haben einen Sperrmechanismus, der das Einknicken des Standbeins verhindert. Er klinkt ein und kann nur durch einen Ruck wieder gelöst werden.

Bei vielen Vögeln wird in der Schlafhaltung der Kopf über den Schwerpunkt des Körpers gebracht. Die Mehrzahl legt den Hals in enge Windungen, so daß der Kopf nach hinten weist und der Schnabel den Schulterblättern aufliegt. Dabei ist er durch den Schulterfittich verdeckt. Andere Schlafhaltungen sind im speziellen Teil dargestellt.

Luft- und Speiseröhre ziehen bei gestrecktem Hals straff an der rechten Seite der gebogenen Halswirbelsäule entlang (Abb. 2 und 3). Eine Drehung des Halses nach links müßte logischerweise zu unnatürlicher Streckung von Oesophagus und Trachea führen. Auch beim Embryo liegt im Ei der Kopf auf der rechten Seite (*Stresemann* 1927–1934). Die zu erwartende Drehung nach rechts stellt nicht die Regel dar. So-

Abb. 3. Halsanatomie eines Sperlings. Oesophagus und Trachea ziehen straff auf der rechten Seite der S-förmig gekrümmten Wirbelsäule entlang.
Aufn. *A. Stiefel*



wohl lang- als auch kurzhalsige Vögel bevorzugen keine der Seiten (Stiefel 1968).

Wenn sie im Schlaf ein Bein einziehen, drehen sie aus Gleichgewichtsgründen den Kopf auf die Seite des Standbeines. Vögel mit extrem langen Hälsen (Schwäne, Flamingos) halten sich nicht an diese Regel. Zahlreiche Arten mit anatomischen Besonderheiten im Halsbau weichen davon ab. Sie sind im speziellen Teil zu finden.

Zum Ruhen und Schlafen eingenommene Haltungen sind Vögeln angeboren. In den ersten Lebenstagen können sie diese noch nicht längere Zeit beibehalten. Der Drang, artgemäß zu schlafen, ist vorhanden, noch ehe die erforderlichen anatomischen Voraussetzungen entwickelt sind. Entenküken legen den Kopf bei gestrecktem Hals zunächst auf den Rücken ihrer Geschwister (Abb. 4). Nach einigen Tagen versuchen sie, ihn – wie die Eltern – auf den Rücken zu legen. Bei den Erwachsenen wird er dort von Federn gehalten, die den Entenküken noch fehlen. Kurz nach dem Einschlafen lockert sich die willkürliche Muskulatur, und das Köpfchen sinkt seitlich herab. Dabei kann die Schnabelspitze den Boden berühren. Manche Küken lernen es am ersten Tag, den Schnabel in die Achselhöhle zu stecken, wodurch das Herabrutschen verhindert wird. Von nun an schlafen sie ständig auf diese Weise (Abb. 5). Stecken erwachsene Enten den Schnabel ins Rückengefieder, so führen



Abb. 4. Junge Enten (Krickenten) legen beim Schlafen zunächst den Schnabel auf den Rücken ihrer Geschwister oder drehen ihn leicht zur Seite.
Aufn. R. Stiefel



Abb. 5. Später wird die Schnabelspitze hinter dem Flügelansatz verankert (Löffelenten). Aufn. R. Stiefel

sie eine Schüttelbewegung aus, um die Konturfedern beiseite zu schieben. Das gleiche tun die Dunenjungen (Daanje 1950). Weitere Beispiele der allmählichen Entwicklung artgemäßer Schlafhaltungen sind bei Rallen, Regenpfeifern und bei der Amsel angeführt.

3. Physiologische Anpassungen an Schlaf- und Ruhezustände

Schlafende Vögel plustern zur Wärmeisolation das Kleingefieder auf und werden zum „Federball“ (Abb. 6). Der Ruhezustand drosselt den Stoffwechsel. Die Atem- und Herzfrequenz sowie die Wärmeproduktion erniedrigen sich. Ein gestäubtes Gefieder ist dicker als ein straff anliegendes. Luft ist ein schlechter Wärmeleiter. Sie erwärmt sich zwischen den Federn, gibt wenig Energie an die Umgebung ab und isoliert die Vogelhaut vor Kälte. Säugetiere sträuben ihr Haarkleid und senken dadurch die Wärmeabgabe. (Da wir kein Fell mehr besitzen und unsere „Gänsehaut“ wirkungslos ist, schützen wir uns besser mit zwei dünnen Pullovern als einem dicken.)

Größere Vogelarten (Gänse, Möwen, Eulen, Krähen) senken die Körpertemperatur im Schlaf um 0,9 bis 4 °C gegenüber dem Tagesdurchschnitt (Irving 1951). Die Abnahme ist im arktischen Winter bei -23 °C nicht größer als in gemäßigtem und tropischem Klima. Ihr Körpervolumen gibt relativ weniger Wärme ab als das kleiner Vögel. Letz-



Abb. 6. Auf einem Ast schlafender Girlitz mit verstecktem Kopf und aufgeplustertem Gefieder
Aufn. A. Stiefel

tere schützen sich vor zu starker Auskühlung bei Frost durch Zusammenkuscheln und Bildung eines „größeren Körpers“ (Goldhähnchen, Baumläufer, Zaunkönige, Schwanzmeisen u. v. a.).

Ist es solch kleinen Arten bei tiefen Temperaturen nicht möglich, sich zusammenzutun, besteht die Gefahr der Unterkühlung, bzw. des Erfrierens. Meisen, Sperlinge u. a. begegnen ihr, indem sie geschützte Plätze (z. B. Nistkästen) aufsuchen. Schon vor Eintritt der kalten Jahreszeit bereiten sich die Vögel darauf vor, indem sie ihren Stoffwechsel (durch Tageslänge und Keimdrüsen gesteuert) herabsetzen und – ohne wesentlich mehr Nahrung aufzunehmen – eine ziemliche Menge Winterspeck bilden. Dieser dient als weitere Wärmeisolationsschicht und als Kalorienquelle, wenn die Temperatur zu weit absinkt. In Höhlen übernachtende Vogelarten speichern weniger Körperfett, als ständig im Freien schlafende. Vögel von Meisengröße verlieren bei gutem Ernährungszustand in einer 10–12stündigen Winternacht bei Temperaturen um den Gefrierpunkt ungefähr 10% ihres Körpergewichts.

Kleinere Vögel wären nicht in der Lage, den gesamten Energiebedarf bei nur geringfügiger Absenkung der Körpertemperatur zu decken. Sie überstehen die Zeit, indem sie ihren Stoffwechsel drosseln und die Körpertemperatur weiter erniedrigen. Dadurch wird das Wärmegefälle zur Umgebung geringer und die Abstrahlung bleibt kleiner. Es tritt bei vielen Arten eine regelrechte Kältestarre ein, die sonst nur wechselwarmen



Abb. 58. Rosapelikane schlafen am Boden liegend. Aufn. R. und A. Stiefel



Abb. 59. Krauskopfpelikan in Schlafhaltung. Der Hals ist S-förmig seitlich gekrümmt. Aufn. R. u. A. Stiefel