

Der Einfluss der Temperatur auf den Brutrhythmus experimentell nachgewiesen.

LARS VON HAARTMAN

Einleitung.

Bei der Mehrzahl der daraufhin untersuchten Kleinvogelarten sinkt die täglich zum Brüten verwendete Zeit beim Ansteigen der Temperatur. Dieser kompensatorische Effekt kommt in sehr verschiedener Weise zustande. Bei einem brütenden Kleinvogel wechseln Brutperioden (»attentiveness«, KENDEIGH 1952) und Intervalle (»inattentiveness«) in artspezifischer Weise. Es können nun (vgl. Tab. 1) die Brutperioden verkürzt oder die Intervalle verlängert werden, oder auch kann beides zugleich eintreffen. Es können sich aber paradoxerweise sowohl Brutperioden wie Intervalle verlängern, die letzteren aber denn mehr.

In Tabelle 1 sind die Arten nach abnehmender Länge der Brutperioden geordnet. So brütet *Spinus tristis* durchschnittlich 130 Min. in einem fort, *Sayornis phoebe* dagegen nur 9 Min. Man erhält den Eindruck, dass die Brutperioden der in der Tabelle oben stehenden Arten etwas weniger von der Temperatur beeinflusst werden, was ja auch natürlich erscheint. Im übrigen lässt die Tabelle kaum eine Gesetzmässigkeit erkennen; sogar bei ein und derselben Art wechselt das Verhalten individuell.

Das Experiment.

Bei bisherigen Untersuchungen hing es stark von der Amplitude der Temperaturschwankungen während der Beobachtungszeit ab, ob eventuelle Veränderungen im Brutrhythmus klar hervortraten oder nicht. Schon deshalb bestand der Bedarf nach einem experimentellen Vorgehen. Als Versuchstiere kamen entweder im Käfig brütende Vögel oder freilebende Höhlenbrüter in Frage. Meine Versuche wurden in der Natur mit einem Trauerfliegenschnäpperweibchen (*Muscicapa hypoleuca*) ausgeführt (das Männchen brütet nicht, füttert aber bisweilen seine Gattin). Nachdem die Eier schon während mehr als einer Woche bebrütet worden waren, wurde ein Laboratoriumsthermostat an Stelle des Nistkastens aufge-

hängt und dieser in den Thermostaten gesetzt. Dach und Hinterwand des Nistkastens waren entfernt und durch ein Eisendrahtgitter ersetzt, so dass freier Luftwechsel zwischen dem Nistkasten und

Tabelle 1

Beim Ansteigen der Temperatur:

Art	Brutperioden	Intervalle	Totale Brütezeit im Tage
<i>Spinus tristis</i>	5)	+	+ ? =?
<i>Thryothorus ludovicianus</i>	9)	—	=
»	11)	—? =?	+
<i>Seiurus aurocapillus</i>	4)	—? =?	= ? —?
<i>Melospiza melodia</i>	5)	+	+ =?
»	10)	—	+ —
<i>Progne subis</i>	5)	=	= =
<i>Dendroica aestiva</i>	5)	=?	= =?
<i>Parus major</i>	7)	—	+ —
<i>Myiarchus crinitus</i>	5)	—?	= —?
<i>Vireo olivaceus</i>	6)	—	= —
<i>Phylloscopus trochilus</i>	8)	—	+ —
<i>Contopus vireus</i>	5)	+	—? =?
<i>Dumetella carolinensis</i>	5)	—	= —
<i>Sialia sialis</i>	5)	—	+ —
<i>Troglodytes troglodytes</i>	1)	—	+ —
<i>Spizella passerina</i>	5)	—	+ —
<i>Turdus migratorius</i>	5)	—	= —
<i>Hirundo rustica</i>	5)	—	+ —
»	2)	+	+ —
<i>Troglodytes aedon</i>	5)	—	= —
<i>Muscicapa hypoleuca</i>	3)	—	=? —
<i>Sayornis phoebe</i>	5)	=?	= =?

Autoren: 1) ARMSTORNG, 2) DE BRAEY, 3) Verf., 4) HANN, 5) KENDEIGH, 6) DE KIRILINE LAWRENCE, 7) KLUIJVER, 8) KUUSISTO, 9) LASKEY, 10) NICE, 11) NICE & THOMAS.

Erklärung der Zeichen: + bedeutet Verlängerung, — Verkürzung, = unverändert.

dem übrigen Innenraum des Thermostaten bestand. Zutritt zum Nest erhielt der Vogel durch ein der Eingangsöffnung des Nistkastens entsprechendes Loch in der zum Ersatz der ursprünglichen Vorderwand des Thermostaten angebrachten Fanierscheibe. Die Versuchsanordnung erhellt aus Fig. 1.

Nachdem sich das Weibchen vollends an die Versuchsanordnung gewöhnt hatte, wurde am 23. VI. 1955 die Temperatur im Thermostaten auf 30° — 35° eingestellt und das Verhalten des Weibchens während der darauffolgenden 12 Stunden notiert. Zum Vergleich wurde der Brutrhythmus zu derselben Zeit am folgenden Tage ermittelt, aber jetzt ohne den Thermostat zu erwärmen. Tabelle 2 zeigt die Ergebnisse. (Fig. 2 stellt als Beispiel das Verhalten des ♀:s während einer Stunde dar.)

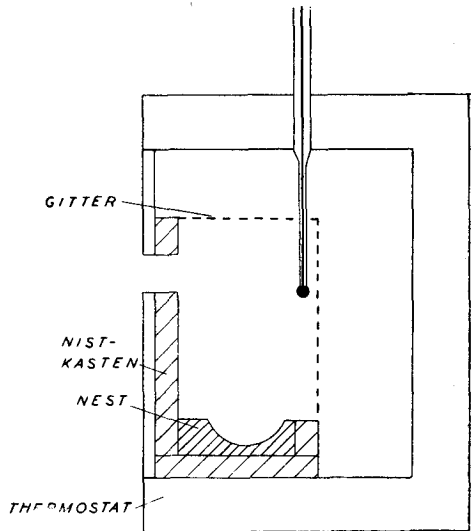


Fig. 1. Versuchsanordnung.

Als die Nesttemperatur um etwa 17° anstieg, sank also die mittlere Dauer der Brutperioden auf weniger als ein Drittel. Die Dauer der Intervalle wurde dagegen nicht oder nur äusserst wenig verändert. Offensichtlich hat die Temperatur innerhalb des Nistkastens die Veränderung des Brutrhythmus veranlasst. Unentschieden bleibt auch jetzt, ob diese durch die Temperatur der Eier oder die Lufttemperatur innerhalb des Nistkastens hervorgerufen wird.

Die beiden 12stündigen Beobachtungsperioden zeigten, dass die Intervalle morgens und abends, trotz niedrigerer Temperatur, nicht

Tabelle 2

Dauer der Perioden	Brutperioden		Intervalle	
	23. VI. Nest 33°	24. VI. Nest 16°	23. VI. Luft $15,6^{\circ}$	24. VI. Luft $16,8^{\circ}$
0 — 5 Min.	37	1	8	8
5 — 10 »	17	6	29	20
10 — 15 »	2	6	13	3
15 — 20 »	—	12	4	—
20 — 25 »	—	4	—	—
25 — 30 »	—	1	—	—
30 — 35 »	—	2	—	—
Zahl der Perioden	56	32	54	31
Durchschnitt (Min.)	4,3	15,8	8,7	7,0

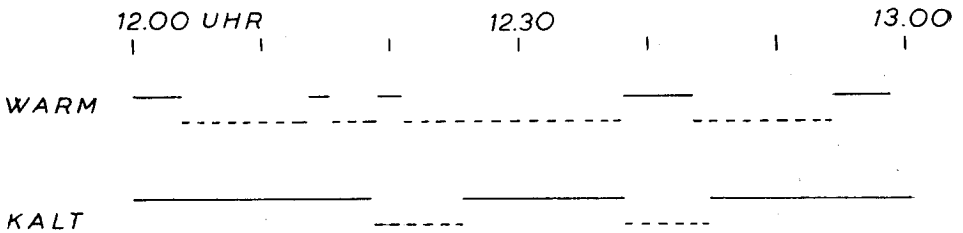


Fig. 2. Brutrhythmus eines Trauerfliegenschnäpperweibchens während der selben Tageszeit beim Erwärmen der Bruthöhle sowie im Kontrollversuch. — Brüten, --- = Intervalle.

kürzer waren als mitten am Tage. Der Trauerfliegenschnäpper scheint also zu denjenigen Arten zu gehören, bei denen die Länge der Brutperioden mit der Temperatur schwankt, die Intervalle aber unbeeinflusst bleiben.

Beziehungen zwischen Brutdauer und Temperatur.

Es fragt sich, ob die Vögel durch aktiveres Brüten bei Kälte die Temperatur der Eier dermassen effektiv regulieren können, dass die Entwicklungsdauer der Embryonen unverändert bleibt. Darüber dürfte bisher nichts Sicheres bekannt sein. Die bei den zweimal brütenden Arten gemachte Erfahrung, dass die Brutdauer bei den Erstgelegen länger ist, lässt sich einfach dadurch erklären, dass diese anfänglich nicht mit voller Intensität bebrütet werden. Beim Trauerfliegenschnäpper kommen in Finnland keine Zweitbruten vor; auch Nachgelege treten zahlenmässig stark zurück, weil wenig Nester geplündert werden. Jedoch war die Brutdauer der früheren Gelege auffällig viel länger: bei 59 Gelegen, die im Mai vollzählig waren, durchschnittlich 14,65 Tage, bei 150 Juni-Gelegen nur 13,98 Tage. (Über die Berechnung der Brutdauer vgl. S. 105!)

Um nachzuprüfen, ob dieser Unterschied temperaturbedingt ist, wurde für jedes Gelege die mittlere Tagestemperatur während der Brutdauer berechnet (Tab. 3). Dabei wurden die Temperaturwerte für Åbo, nur 30 km von meinem Beobachtungsorte entfernt, gebraucht (vgl. Månadsöversikt av väderlekten i Finland).

Tabelle 3

Temperatur	10-10,9°	11-11,9°	12-12,9°	13-13,9°	14-14,9°	15-15,9°	16-19,5°
Mittlere Brutdauer	14,4	14,3	14,4	14,2	13,9	13,9	13,0
Zahl der Gelege	13	45	44	60	18	17	12

Auch wenn die Fälle von exzeptionell langer Brutdauer (16 Tage oder mehr) ausgeschlossen werden, bewährt sich die Temperaturkorrelation.

Die Rolle der Temperatur ist dennoch nicht gesichert. Es ist denkbar, dass die früh nistenden Weibchen etwa aus hormonalen Gründen anfänglich weniger brüten als die spät nistenden, wobei die Temperaturkorrelation eine sekundäre Erscheinung wäre.

Um ein Bild vom Brutverhalten zu bekommen, wurde während der Legeperiode bei jedem Besuch an einem Nest notiert, ob das Weibchen sich im Nest befand oder nicht. Die Zahl der verwertbaren Notizen beläuft sich auf 1290. Besuche vor 9 Uhr werden nicht berücksichtigt, weil das Weibchen vor dieser Zeit eher im Begriff zu legen als zu brüten ist. Auch das Ergebnis nächtlicher Besichtigungen nach vollzogener Eiablage wurde ausgeschlossen, nicht aber die wenigen Besichtigungen in den vorangehenden Nächten. Gewisse Fehlerquellen waren vielleicht nicht zu vermeiden, und zwar: 1) das Weibchen schwand aus dem Nest, bevor ich mich in Sehweite befand, 2) das Weibchen war trotz der späten Tageszeit im Begriff zu legen anstatt zu brüten. Eiablage nach 9 Uhr ist selten, kommt aber vor. Man könnte sogar vermuten, dass alle Nestbesuche des Weibchens während der ersten Tage der Legeperiode zwecks Eiablage stattfinden. Durch Dauerbeobachtungen wurde indessen sichergestellt, dass es einige wenige Weibchen gibt, die schon von den allerersten Eiern (festgestellt vom 3. von 7) an brüten.

Eine deutliche Zunahme der Nestbesuche wird bei den kleineren Gelegen (G/2—5) nach der Ablage des vorletzten Eies festgestellt. In grösseren Gelegen (G/6—8) geschieht dies schon nach der Ablage des zweitvorletzten.

Tabelle 4

0 = das letzte Ei gelegt; 7 = das erste von 8 Eiern gelegt; 6 = das zweite von 8 oder das erste von 7 Eiern gelegt, u.s.w.

		7	6	5	4	3	2	1	0
Im Juni vollzählige Gelege	♀ im Nest	1	1	2	5	4	17	38	75
	♀ nicht im Nest	13	75	124	124	115	92	68	53
	% im Nest	1,3		1,6	3,9	3,4	15,6	35,8	58,6
Im Mai vollzählige Gelege	♀ im Nest	1	0	1	1	3	11	17	54
	♀ nicht im Nest	8	52	79	85	85	73	60	38
	♀ im Nest	1,6		13	1,2	3,4	13,1	22,1	58,7

In den Juni-Bruten war das Brüten vor dem letzten Ei etwas häufiger als in den Mai-Bruten (Tab. 4). Dagegen scheinen beide Kategorien von Gelegen sofort nach Abschluss des Legens gleich intensiv bebrütet zu werden. Es ist auch kaum wahrscheinlich, dass das Brüten vor dem letzten Ei tatsächlich zur Entwicklung der Embryonen führt. Meistens schlüpfen nämlich sämtliche Jungen innerhalb ziemlich kurzer Zeit, und zwar keineswegs in derselben Reihenfolge, in der die Eier gelegt wurden (vgl. unten).

Es bliebe somit zur Erklärung der Variation der Brutdauer nur die Alternative übrig, dass sich die Eier bei kühlerem Wetter langsamer entwickeln. Diese Deutung des Tatbestandes bedarf aber einer experimentellen Nachprüfung.

Berechnung der Brutdauer.

Die mittlere Brutdauer meiner Trauerfliegenschnäpper (209 Gelege) war $14,2 \pm 0,1$ Tage. In keinem Falle war sie kürzer als 12,25 Tage. Dies stimmt gut mit den Angaben in NIETHAMMERS Handbuch überein. CREUTZ gelangte dagegen zu einem ganz abweichenden Ergebnis; 86 Gelege ergaben durchschnittlich $13,3 \pm 0,15$ Tage, und eine Brutdauer von 11 Tagen war nicht selten. Der Unterschied zwischen diesen Ergebnissen ist statistisch signifikant. Die Ursache ist nicht klar, dürfte aber nicht in der Methode liegen, weil CREUTZ (brieflich) die Brutdauer nach dem Verfahren von HEINROTH (vgl. unten) berechnet hat, das etwas höhere Werte ergibt als meine.

Es ist wiederholt versucht worden, einen einheitlichen Berechnungsgrund für die Brutdauer zu finden. In Anlehnung an HEINROTH schlug neulich SWANBERG vor, die Zeit vom Legen des letzten Eies bis zum Schlüpfen des letzten Jungen zu kontrollieren. Es leuchtet ein, obwohl dies nie erwähnt wird, dass ein solches Vorgehen nur dann sinngemäss ist, wenn das letzte Ei auch zuletzt ausgebrütet wird. Beim Trauerfliegenschnäpper trifft dies nach Untersuchungen von CREUTZ nicht zu; das letzte Ei soll gleich häufig zuerst wie zuletzt ausfallen.

Theoretisch am besten ist sicher die Berechnung der Brutdauer an markierten Eiern. Es dürfte indes auf diese Weise wohl kaum möglich sein, genügend viel Material zu erhalten. Deshalb versuchte ich die Zeit vom Legen des letzten Eies bis zum Ausbrüten des mittleren Jungen festzustellen. Wie dies in der Praxis durchgeführt wurde, erhellt aus folgenden Beispielen:

1. Letztes Ei am 1. VI. gelegt. Besuch am 14. VI. (die Tageszeit wird nicht berücksichtigt): kein Junges geschlüpft. Am 15. VI.: alle Jungen geschlüpft. Es wird angenommen, dass die Hälfte der Jungen in der Mitternacht zwischen dem 14. und 15. VI. geschlüpft war, sowie dass das letzte Ei um 6 Uhr morgens abgelegt wurde. Als Brutdauer ergeben sich somit $13 \frac{3}{4}$ Tage.

2. Letztes Ei am 1. VI. gelegt. Besuch am 13. VI.: keine Jungen geschlüpft. Am 14. VI.: ein Teil der Jungen geschlüpft, die anderen nicht. Ohne Rücksicht auf die Zahl der beim Besuch am 14. VI. ausgebrüteten Eier sowie die Tageszeit des Besuchs wird der 14. VI., 12 Uhr, als Zeitpunkt des Schlüpfens gerechnet. Als Brutdauer ergeben sich mithin $13 \frac{1}{4}$ Tage.

Wegen Unregelmässigkeiten teilweise unbekannter Art kann die Brutdauer bisweilen stark verlängert werden. Auch solche Fälle wurden indessen mit einberechnet, da nicht immer objektive Gründe zu ihrer Ausschliessung vorlagen.

Meine Berechnung der Brutdauer ist insofern ungenau, als die einzelnen Werte mit einem nicht unbedeutenden Fehler behaftet sein können (weil die Nester nur einmal täglich besucht wurden). Wenn über 200 Werte vorliegen, gleichen sich aber diese Fehler wahrscheinlich aus.

Zusammenfassung.

Bei der Mehrzahl der Kleinvögel sinkt die täglich zum Brüten verwendete Zeit beim Ansteigen der Temperatur.

Durch Thermostatversuche wurde bei *Muscicapa hypoleuca* festgestellt, dass der Brutrhythmus stark durch die Temperatur in der Bruthöhle influert wird. Je höher diese Temperatur ist, desto kürzer werden die einzelnen Brutperioden. Dagegen werden die Intervalle kaum durch die Aussentemperatur beeinflusst.

Die Brutdauer beträgt durchschnittlich 14,2 Tage. Sie ist in früheren Bruten länger als in späteren. Es wird wahrscheinlich gemacht, dass dies durch die Lufttemperatur verursacht wird. Herrscht während der Brutperiode kühles Wetter, so wird die Brutdauer länger (ein experimenteller Nachweis fehlt allerdings).

Die Brutdauer des Trauerfliegenschnäppers war an einem Ort in Deutschland kürzer als in meinem Untersuchungsgebiet. Der Unterschied ist statistisch signifikant.

Weil das zuletzt gelegte Ei gleich oft zuerst wie zuletzt ausgebrütet wird (CREUTZ), ist das Berechnen der Brutdauer vom Legen des letzten Eies bis zum Schlüpfen des letzten Jungen (HEINROTH) beim Trauerfliegenschnäpper nicht zu empfehlen.

Schrifttum. ALLEN, R. W. & NICE, MARGARET M., 1952, A study of the breeding biology of the Purple Martin (*Progne subis*). The Amer. Midl. Naturalist 47:3. — ARMSTRONG, E. A., 1955 The Wren. Collins, London. — DE BRAEY, L., 1946. Aupres du nid de l'hirondelle de cheminée *Hirundo rustica* Linné. *Gerfaut* 36:3. — HANN, H. W., 1937, Life history of the Oven-bird in Southern Michigan. *Wilson Bull.* 49. — HEINROTH, O., 1922, Die Beziehungen zwischen Vogelgewicht, Eigewicht, Gelegegewicht und Brutdauer. *Journ. f. Ornith.* 70. — KENDEIGH, S. CH., 1952, Parental care and its evolution in birds. *Illinois Biol. Monogr.* 22:1—3. — DE KIRILINE LAWRENCE, LOUISE, 1953, Nesting life and behaviour of the Red-eyed Vireo. *Can. Field-Naturalist* 67:2. — KLUIJVER, H. N., 1950, Daily routines of the Great Tit, *Parus m. major* L. *Ardea* 38. — KUUSISTO, P., 1941, Studien über die Ökologie und Tagesrhythmik von *Phylloscopus trochilus acredula* (L.) mit besonderer Berücksichtigung der Brutbiologie. *Acta Zool. Fenn.* 31. — LASKEY, AMELIA S., 1946, Some Bewick Wren nesting data. *The Migrant* 17. — LASKEY, AMELIA S., 1948, Some nesting data on the Carolina Wren at Nashville, Tennessee. *Bird-Banding* 19:3. — *Månadsöversikt av väderleken i Finland. 1941—55.* Helsingfors. — NICE, MARGARET M., 1937, Studies in the life history of the Song Sparrow I. *Trans. Linn. Soc. New York* IV. — NICE, MARGARET M. & THOMAS, RUTH H., 1948, A nesting of the Carolina Wren. *Wilson Bull.* 60:3. — SWANBERG, P. O., 1950, On the concept of »incubation period». *Vår Fågelvärld* 9:2.

Summary.

Most incubating Passerine birds reduce their attentiveness and/or prolong their inattentiveness when the air temperature rises.

Experiments were carried out with a nest-box in a thermostat. Periods of attentiveness were shorter in the Pied Flycatcher when the temperature in the nesting-hole rose. The periods of inattentiveness were not affected by the changing air temperature.

The incubation period of the Pied Flycatcher averaged 14.2 days. It was longer in May than in June. The cause may have been the air temperature; the colder the air, the longer the incubation period.

The incubation period of the Pied Flycatcher in a locality in Germany was reported to be significantly shorter than in my study area in S. W. Finland.

As the last-laid egg may hatch first, the calculation of incubation period according to the method of HEINROTH cannot be recommended in the Pied Flycatcher.

