

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bern
Arbeitsgruppe Ornitho-Ökologie (Prof. U. N. Glutz von Blotzheim)

Brutpausen von mehreren Stunden Dauer beim Hausrotschwanz *Phoenicurus ochruros* und bei der Alpenbraunelle *Prunella collaris* während Kaltwetterperioden

Lorenz Heer

Long inattentive periods in the Black Redstart *Phoenicurus ochruros* and the Alpine Accentor *Prunella collaris* during a spell of cold weather. – The incubation pattern of female Black Redstarts and Alpine Accentors in an alpine habitat depended on ambient temperature. During average weather conditions, attentive periods alternated regularly with inattentive ones. During spells of cold weather, females of both Black Redstart and Alpine Accentor sometimes left their nests inattended for longer time periods and the eggs cooled down to minimally 2.6 °C, and 6.7 °C respectively. Nevertheless the young of these broods hatched (in the Black Redstart after a well prolonged incubation period) and fledged successfully.

Key words: incubation, thermal tolerance, attentiveness pattern, mountain ecology, *Phoenicurus ochruros*, *Prunella collaris*.

Lorenz Heer, Zoologisches Institut der Universität Bern, CH–3012 Bern (email: lorenz_heer@hotmail.com)

Bei Sperlingsvögeln (Passeres) liegt die durchschnittliche Bebrütungstemperatur bei 32,2 °C (Webb 1987). Die bisher tiefste Bebrütungstemperatur in diesem Taxon wurde mit 30,8 °C beim Schneesperling *Montifringilla nivalis* gemessen (Heiniger 1991). Während den Brutpausen kühlen Eier ab und können dabei deutlich tiefere Temperaturen erreichen. Normalerweise lassen Sperlingsvögel hierbei die Temperatur der Eier nicht bis unterhalb des «physiologischen Nullpunktes» sinken (Haftorn 1988). Der «physiologische Nullpunkt» ist die Temperatur, bei der die Embryonalentwicklung still steht; er liegt beim Haushuhn *Gallus domesticus* zwischen 24 und 26 °C (Funk & Bieller 1944) und wird bei Sperlingsvögeln ebenfalls in diesem Temperaturbereich angenommen.

Die Bebrütung stellt zwei energetische Probleme. Einerseits verkürzen die Sitzphasen die zur Verfügung stehende Zeit für die Nahrungssuche, andererseits benötigt das Erwärmen der Eier zusätzliche Energie. Dieser Energieaufwand ist abhängig von der Umgebungstemperatur und steigt bei kleinen Sperlingsvogelarten

deutlich, wenn die Temperatur unter die thermoneutrale Zone fällt (Haftorn & Reinertsen 1985). Deshalb erlauben physiologische Bedürfnisse den Brutvögeln oftmals nicht, die optimale Eitemperatur für die Embryonalentwicklung (37–38 °C, Drent 1975) aufrechtzuerhalten. So werden brütende Altvögel mitunter gezwungen, das Gelege für längere Zeit zu verlassen, so dass die Eier bis auf Umgebungstemperatur abkühlen können (Haftorn 1988). Embryonen sind gegen Unterkühlung teilweise resistent. Langes Abkühlen kann aber u.a. zu einer erhöhten Embryonensterblichkeit führen (Webb 1987), und lange Perioden mit Bebrütungstemperaturen unterhalb des «physiologischen Nullpunktes» verlängern die Brutdauer (Haftorn 1983). Nach bisherigen Kenntnissen liegen die tiefsten Eitemperaturen von angebrüteten Eiern mit nachfolgendem Schlüpf-erfolg beim Dreifarbenkolibri *Selasphorus platycercus* bei 6,5 °C und beim Buschtyrann *Empidonax oberholseri* bei 2,8 °C (Calder & Booser 1973; Morton & Pereyra 1985). Kältetoleranz von Embryonen ist bei einigen Vogelarten altersabhängig, vor allem wenn Abkühlungen

mehrere Stunden dauern (Übersicht in Webb 1987). Experimente ergaben, dass eine Selektion auf Kälteresistenz binnen weniger Generationen erfolgen kann. So erhöhte sich die Überlebensrate von Hühnerembryonen durch künstliche Selektion auf Kältestress innerhalb von fünf Generationen (z.B. Shawer & Moreng 1975).

Die meisten Untersuchungen zur Kältetoleranz von Vogelembryonen wurden im Labor unter künstlichen Bedingungen durchgeführt. Feldstudien sind insbesondere an solchen Vogelarten selten, die aufgrund ihrer Umgebung häufig thermalem Stress ausgesetzt sind (z.B. Burger & Williams 1979; Frey 1989; Heiniger 1991). So kommen im Gebirge grosse Temperaturunterschiede mit Frost, Wind, Nebel und Spätschnee auch zur Brutzeit häufig vor. Dieser Beitrag zeigt, wie oberhalb der Baumgrenze brütende Hausrotschwänze und Alpenbraunellen ihren Bebrütungsrythmus in Abhängigkeit von der Umgebungstemperatur ändern und welche minimalen Eitemperaturen mit nachfolgendem Schlüpf Erfolg erreicht wurden.

1. Methode

Messungen des Bebrütungsmusters und der Minimaltemperaturen des Geleges wurden beim Hausrotschwanz und bei der Alpenbraunelle in den Jahren 1995–1997 in der Gemein-

de St-Luc (Kanton Wallis) durchgeführt. Dabei wurde zwischen zwei verschiedenen Wetterlagen unterschieden: «normale» Wetterlagen und Kaltwetterperioden. Letztere waren definiert als Wetterlagen, bei denen Nimbostrati einer Kaltluftfront länger als einen Tag wetterbestimmend waren. Sie charakterisieren sich durch ihre mittelhohe Lage (1500–5000 m) in der Troposphäre, sind begleitet von intensiven Niederschlägen und bringen meistens einen starken Temperaturabfall (Keidel 1994). Für das Untersuchungsgebiet bedeutete dies mehrheitlich Nebel, Schneefall und Temperatur-Tagesmittel von weniger als 0 °C. Alle übrigen Wetterlagen sind in dieser Publikation als «normal» bezeichnet.

Bei 4 der 13 untersuchten Bruten der Alpenbraunelle traten Kaltwetterperioden auf, wogegen 9 bei durchwegs normalen Wetterverhältnissen erfolgten. Beim Hausrotschwanz fanden zwei von drei Bruten bei normalen Wetterbedingungen statt, eine Brut fiel in eine Kaltwetterperiode.

Sämtliche Stichtage beider Arten wurden nach Zufallstabellen ausgewählt, und zwar bei normalen Wetterverhältnissen und bei Kaltwetterperioden aus den jeweils betreffenden Zeitabschnitten. Eine Ausnahme bilden die beiden Beispiele zum Bebrütungsmuster bei normalen Wetterverhältnissen in Abb. 2, wo als Vergleich die beiden ersten Stichtage von Bruten je ein Jahr später gewählt wurden.

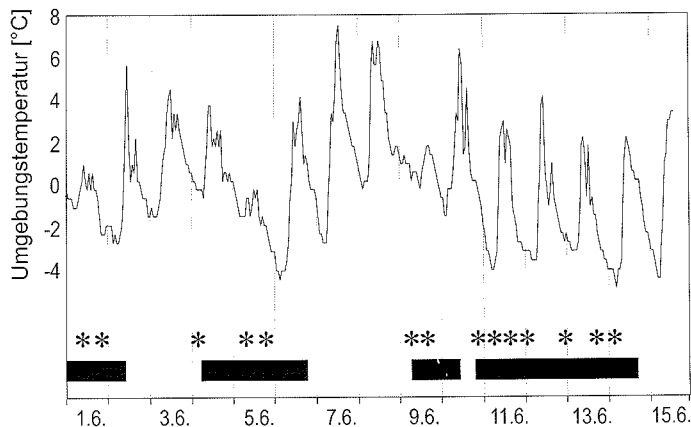


Abb. 1. Wetterverhältnisse während der Kaltwetterperiode vom 1. bis 15. Juni 1995: Umgebungstemperatur, Schneefall (*) und Schneebedeckung (Balken). – *Weather conditions during the spell of cold weather from 1st till 15th of June 1995: ambient temperature, snowfall (*) and soil covered by snow (bar).*

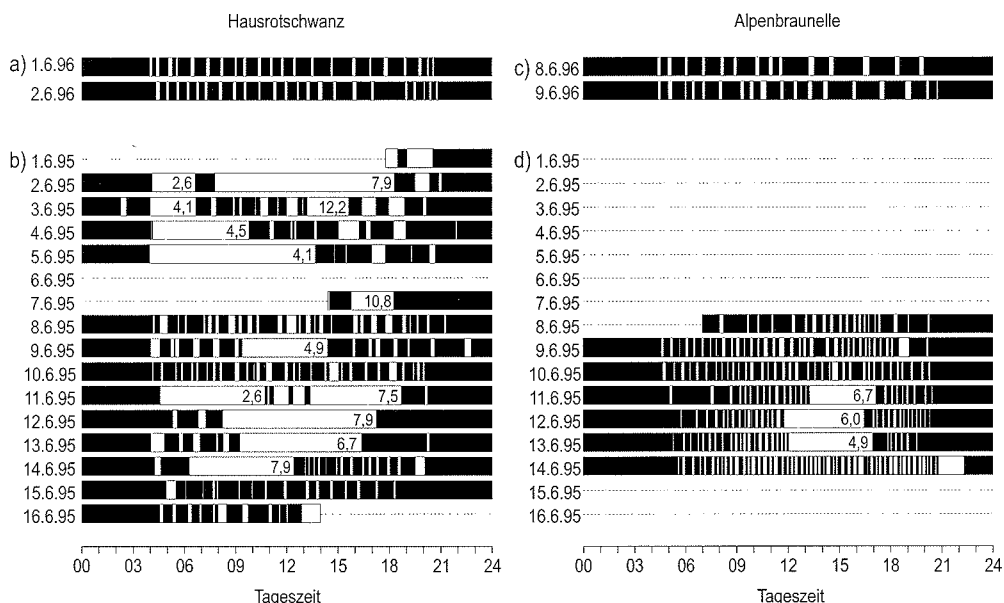


Abb. 2. Bebrütungsmuster bei normalen Wetterverhältnissen (a, c; Tagesmittel der Umgebungstemperatur 5,2–9,6 °C) und während einer Kaltwetterperiode (b, d; –1,6 – +1,5 °C, am 8. 6. 1995 2,6 °C) beim Hausrotschwanz (a, b; 5.–6. bzw. 4.–19. Bebrütungstag) und bei der Alpenbraunelle (c, d; 4.–5. bzw. ca. 3.–9. Bebrütungstag). Schwarze Balken geben Sitzphasen wieder, weisse Balken stehen für Brutpausen. Zahlen in den Brutpausen zeigen minimale Gelegetemperaturen während dieser Nestabwesenheiten an. Gestrichelte Linien stehen für fehlende Datenerfassung. – Incubation pattern of Black Redstart (a, b) and Alpine Accentor (c, d) during average weather conditions (a, c; mean daily ambient temperatures 5.2–9.6 °C) and during a spell of cold weather (b, d; –1.6 – +1.5 °C, on 8. 6. 1995 2.6 °C). Black bars indicate attentive periods, white bars inattentive ones. Numbers within inattentive periods give minimal temperatures during long nest absences. Interruptions in data sampling are represented by dotted lines.

Die Bebrütungstemperatur mass ein dem Gelege zugefügtes künstliches Ei mit einer Temperatursonde im Innern. Dieses bestand entweder aus zwei aneinandergefügt Tonschalenhälften oder war bei der Alpenbraunelle aus einem ausgeblasenen und gefärbten Ei der Chinesischen Zwergwachtel *Excalfactoria chinensis* erstellt. Die künstlichen Eier gaben die gemessenen Werte an einen Datenlogger weiter (StowAway: 4,8 × 4,5 × 1,5 cm, BAKRONA AG, Zürich). Die verwendeten Temperatursonden besaßen eine Messgenauigkeit von ± 0,18 °C (Details zur Methode siehe Heer 1999a). Da mit dem Thermo-Ei keine durchschnittlichen Bebrütungstemperaturen gemessen werden konnten, sondern nur Minimaltemperaturen sowie An- und Abwesenheiten vom Nest, erübrigte sich ein Entfernen eines Eies

aufgrund des zugelegten und eine Korrektur wegen unterschiedlicher Gelegegrößen.

Die 13 untersuchten Vollgelege der Alpenbraunelle enthielten 2–4 Eier, alle 3 Hausrotschwanznester je 4 Eier. Bei beiden Arten brüten nur die ♀; sie werden dabei nicht von den ♂ gefüttert (Glutz & Bauer 1985, 1988; M. Weggler mdl.; pers. Beob.). Die Nester des Hausrotschwanzes befanden sich an einem Gebäude auf 2340 m ü.M., die der Alpenbraunellen in natürlichen Halbhöhlen zwischen 2500 und 2850 m ü.M. Als Länge der Brutdauer gilt die Zeitspanne, die bei natürlicher und ungestörter Bebrütung von der Ablage des letzten Eies bis zum Schlüpfen des letzten Jungvogels verstreicht (Heinroth 1922).

Das Brutgeschäft von Hausrotschwanz und Alpenbraunelle wickelte sich auf dieser Mee-

reshöhe mehrheitlich im Juni und Juli ab. Gewöhnlich war um diese Zeit der Schnee im Untersuchungsgebiet weitgehend geschmolzen. Das Wetter war zur Brutzeit üblicherweise wechselhaft, sonnenreiche Tage mit steigenden Temperaturen wechselten ab mit Kaltwetterperioden. Im Untersuchungsgebiet betrugen die Temperaturen in den Jahren 1993–1997 im Juni durchschnittlich 5,3 °C, im Juli 7,6 °C.

Vom 31. Mai bis 16. Juni 1995 herrschte eine länger dauernde Kaltwetterperiode (Abb. 1). Es fielen bis 30 cm Neuschnee und die Temperaturen bewegten sich zwischen –4,9 und 6,8 °C. Die Tagesmittel blieben meistens unterhalb 1,7 °C.

In dieser Arbeit steht die Umgebungstemperatur als Korrelatvariable für verschiedene Faktoren (z.B. Kältestress, Insektenaktivität), die in dieser Studie methodisch und statistisch nicht voneinander getrennt werden können.

2. Ergebnisse

2.1. Bebrütungsmuster bei normalen Wetterbedingungen

Bei normalen Wetterbedingungen verblieb ein ♀ des Hausrotschwanzes im Mittel 32,5 min lang brütend auf dem Nest, wonach es eine Brutpause von 9,9 min Dauer einlegte. An einem Bruttag machte es 23–26 Brutpausen (n = 3 Tage eines ♀; Abb. 2a). Damit betrug der Anteil der Nestabwesenheiten tagsüber (vom

Beginn der ersten Brutpause bis zum Ende der letzten Brutpause des Tages) 21,4 % der Zeit. Bei normalen Wetterbedingungen brüteten ♀ der Alpenbraunelle im Mittel während 36,6 min und blieben dann zur Nahrungssuche für 11,6 min dem Nest fern. Das ergibt am Tag einen Brutpausen-Anteil von 21,3 % (n = 9 Bruten, Abb. 2c). Die Dauer der Sitzphasen und Brutpausen zeigte tageszeitliche Unterschiede (Abb. 3). Beide waren vor 10.00 Uhr signifikant kürzer als danach (Friedman-Test, Bonferroni-Holm korrigiert, $\tau = 2$: Sitzphasen $\chi^2_{15} = 37,03$, $p < 0,01$; Brutpausen $\chi^2_{16} = 29,02$, $p < 0,05$). Hingegen konnten bei beiden Arten im Verlaufe der Bebrütung – nach Beendigung des Vollegeleges bis zum Schlupftermin – und bei normalen Wetterbedingungen keine signifikanten Unterschiede in Länge und Anzahl der Brutpausen festgestellt werden (χ^2 -Anpassungstest an Gleichverteilung: Alpenbraunelle Pausenlänge $\chi^2_8 = 11,59$, n.s.; Anzahl $\chi^2_8 = 3,63$, n.s.; Hausrotschwanz Pausenlänge $\chi^2_2 = 0,11$, n.s.; Anzahl $\chi^2_2 = 0,12$, n.s.).

Während der Brutpausen kühlten die Eier bei der Alpenbraunelle durchschnittlich um $7,6 \pm 3,39$ °C ab (Mittelwert $\pm$ Standardabweichung). In einer multiplen linearen Regression hing die Abkühlgeschwindigkeit von der Umgebungstemperatur und der Pausenlänge ab. Je tiefer die Temperaturen waren und je länger das ♀ dem Nest fern blieb, umso mehr kühlten die Eier ab (relative Temperaturdifferenz = $5,41 + 0,32 \times \text{Pausenlänge} - 0,24 \times \text{Umgebungstemperatur}$; Pausenlänge: $T = 5,79$, $p <$

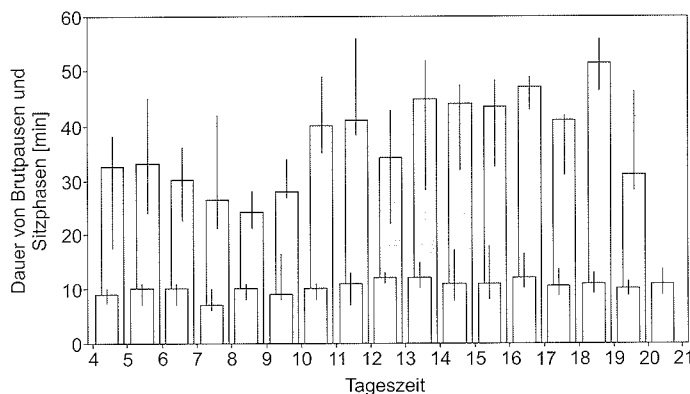


Abb. 3. Dauer von Brutpausen (weisser Balken, Median $\pm$ Quartile, n = 9) und Sitzphasen (dunkler Balken) der Alpenbraunelle bei normalen Wetterbedingungen im Tagesverlauf. – Duration of inattentive (white bar, median $\pm$ quartiles; n = 9) and attentive periods (dark bar) during days with normal weather conditions.

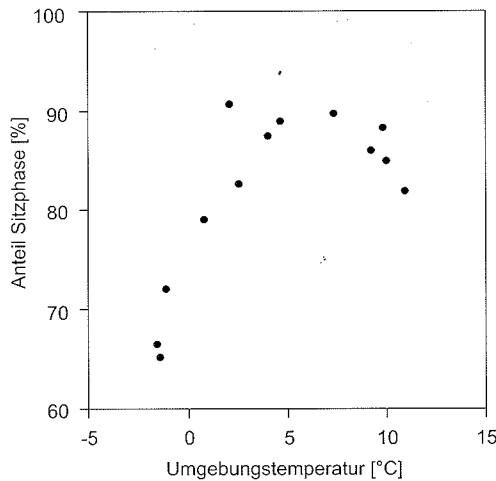


Abb. 4. Anteil der Sitzphase in Prozent in Abhängigkeit vom Tagesmittel der Umgebungstemperatur. – Nest attendance (in % of day length) in relation to mean daily ambient temperatures.

0,001; Umgebungstemperatur: $T = -2,18$, $p < 0,05$; $n = 41$).

Alpenbraunellen zeigten je nach Umgebungstemperatur unterschiedliche Bebrütungsmuster. Bei höheren Temperaturen verbrachte das ♀ längere Zeit auf dem Nest (Abb. 4), der Sitzanteil streute aber stärker. Bei tieferen Tagesmittelwerten verkürzten sich Brutpausen und Sitzphasen. Somit kompensierten die Alpenbraunellen die höhere Abkühlgeschwindigkeit durch mehr (Abb. 2d: 14. 6. 1995), aber kürzere Brutpausen (Abb. 5, Punkte; $\{2^\circ < t_U < 12^\circ \text{C} \mid \text{Pausenlänge} = 8,56 - 0,37 \times t_U + 0,07 \times t_U^2\}$), wobei t_U das Tagesmittel der Umgebungstemperatur ist).

Unterhalb eines Tagesmittels von etwa $2,5^\circ \text{C}$ zeigten 4 von 6 Alpenbraunellen ein Bebrütungsmuster mit langen Brutpausen, während die anderen zwei ihren Bruthrhythmus unverändert beibehielten. Hierbei machten erstere im Verlaufe des Tages wenige Brutpausen, blieben aber dann oft mehr als eine Stunde dem Nest fern und liessen die Eier vollständig auskühlen. Anschliessend folgte wieder eine überdurchschnittlich lange Sitzphase (Abb. 5, Quadrate; Abb. 2d: 11.–13. 6. 1995).

2.2. Bebrütungsmuster während einer Kaltwetterperiode

Während der Kaltwetterperiode vom 31. 5. bis 16. 6. 1995 zeigten je ein ♀ von Hausrotschwanz und Alpenbraunelle stundenlange Abwesenheiten vom Nest (Abb. 2b, 2d). So blieb das Hausrotschwanz-♀ an 14 Messtagen 13-mal für mindestens 2 Stunden dem Nest fern. Die längste Brutpause betrug 10 h 31 min. Die Eier kühlten während dieser langen Brutpausen jeweils auf Umgebungstemperatur ab und erreichten minimale Werte zwischen $2,6$ und $12,2^\circ \text{C}$. Das ♀ der Alpenbraunelle legte in derselben Messperiode an knapp sechs Tagen drei Brutpausen ein, die länger als 2 Stunden dauerten (3 h 51 min, 4 h 40 min, 4 h 54 min). Dabei kühlten die Eier ebenfalls auf $4,9$ – $6,0^\circ \text{C}$ ab. Zudem verzeichnete dieses ♀ am 14. 6. 1995 eine deutliche Verkürzung der Sitzphasen auf durchschnittlich 8,8 min bei einer Brutpausenlänge von 9,7 min.

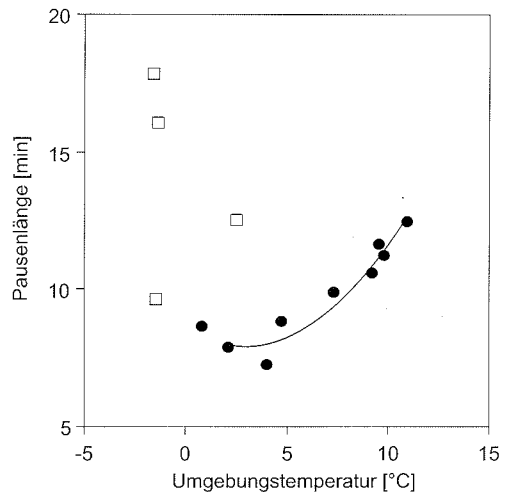


Abb. 5. Pausenlänge und durchschnittliche Umgebungstemperaturen getrennt nach zwei verschiedenen Brutmustern: Tage mit regelmässiger Abwechslung von Sitzphasen und Brutpausen sind durch Punkte dargestellt, Bebrütungstage mit langen Abwesenheiten bei tieferen Tagesmitteln durch Quadrate. – Length of inattentive periods in relation to ambient mean temperature: points = days with regular incubation pattern; squares = days on which the incubating parent left the nest for longer periods.

Die Alpenbraunelle zeigte in diesem beispielhaften Vergleich unter denselben Umweltbedingungen geringere Abweichungen vom normalen Bebrütungsmuster als der Hausrotschwanz. Vom 8. bis 10. Juni 1995 hielt das ♀ noch eine mehr oder weniger regelmässige Rhythmik in der Bebrütung aufrecht. Erst vom 11. bis 13. Juni wurden zahlreichere, aber kürzere Brutpausen eingelegt; jeweils am frühen Nachmittag waren längere Abwesenheiten zu verzeichnen. Am 14. Juni 1995 wechselten dann kurze Sitzphasen mit ebenso kurzen Pausen ab. Im Gegensatz dazu blieb das Hausrotschwanz-♀ bereits am 9. Juni längere Zeit dem Nest fern, und die Nestabsenzen waren deutlich grösser.

Trotz dieser langen Nestabwesenheiten und Abkühlung der Embryonen bis auf minimal 2,6 °C schlüpften beim Hausrotschwanz alle vier Jungvögel nach rund 20 Tagen, und alle flogen aus (die beiden anderen Nester des Hausrotschwanzes wurden geplündert). Äusserlich zeigten die Nestlinge keine Anzeichen von Schädigungen. Zu kältebedingten Auswirkungen auf die betreffenden Embryonen bei der Alpenbraunelle können bei diesem Beispiel keine Angaben gemacht werden, da dieses Nest noch vor dem Schlüpftermin geplündert wurde. Die tiefste bei der Alpenbraunelle gemessene Gelegetemperatur, bei der nachfolgend alle Embryonen schlüpften und die Nestlinge ausflogen, betrug aber 6,7 °C. Bei den übrigen untersuchten Nestern der Alpenbraunelle flogen bei 4 Bruten alle Jungvögel aus, 6 fielen einem Predator zum Opfer und bei einem Nest verschwand das ♀ bei normalen Wetterbedingungen. In einem Fall gab ein ♀ das Gelege während einer Kaltwetterperiode auf (s. Heer 1999a: Abb. 2d).

3. Diskussion

Die beim Hausrotschwanz und bei der Alpenbraunelle geschilderte Kältetoleranz der Embryonen ist beträchtlich. Zwar wurden auch bei anderen Arten kalter Habitate ähnliche Tiefstwerte nachgewiesen (Calder & Booser 1973; Weinrich & Baker 1978; Morton & Pereyra 1985; Haftorn 1988), doch handelte es sich

hierbei jeweils nur um Einzelfälle während einer Bebrütung. Im Gegensatz dazu kühlten die Eier beim hier untersuchten Hausrotschwanznest fast täglich und bei der Alpenbraunelle an mehreren aufeinanderfolgenden Tagen vollständig aus. An den Jungvögeln nicht ausgeraubter Nester konnten äusserlich keine Schädigungen festgestellt werden. Tiefer Bruttemperatur, Dauer der Auskühlung und Alter der Embryonen erhöhen aber zumindest bei einigen Arten die Embryonalsterblichkeit signifikant. Schädigungen am Nervensystem, Atemstillstand oder reduziertes Nestlingsgewicht können ebenfalls aus Kältestress resultieren (Übersicht in Webb 1987). Beim Hausrotschwanz könnte die regelmässige Abkühlung in diesem Beispiel zumindest zu einer Verlängerung der Entwicklungszeit geführt haben, da ein vollständiges Auskühlen der Eier einem Entwicklungsstillstand gleichzusetzen ist (Prince et al. 1969; Haftorn 1983). Mit etwa 20 Tagen war beim Hausrotschwanz in diesem Falle die Brutdauer ausgesprochen lang. Die hohe Variabilität in der Brutdauer von 12–17 (Mittelwert 14) Tagen (Glutz & Bauer 1988; M. Weggler briefl.) könnte ein Hinweis darauf sein, dass bei dieser Art häufig längere Brutpausen vorkommen. Auch wenn keine direkten Schäden durch Abkühlung auftreten sollten, so erhöht eine Verlängerung der Brutdauer zumindest das Predationsrisiko und verkürzt die verbleibende Zeit für Ersatz- oder Zweitbruten.

Theoretisch stehen brütenden Altvögeln verschiedene Möglichkeiten offen, wenn sie eine kritische Grenze in ihrem Energiebudget erreichen: (1) Abbau gespeicherter Körperreserven unter Beibehaltung des Bebrütungsmusters wie bei höheren Temperaturen; (2) Energieeinsparung durch Absenken der Bebrütungstemperatur; (3) Verlassen des Nestes für unbestimmte Zeit (Haftorn 1988). Die erste Hypothese konnte mit den ermittelten Daten nicht getestet werden, doch verfügten die ♀ der Alpenbraunelle zur Brutzeit meistens nicht über grosse Fettdepots (8-mal Fettscore 0, 10-mal 1, 4-mal 2, 2-mal 3, 1-mal 4; Kaiser 1993). Zudem bestehen keine Hinweise auf eine zeitweilige Absenkung der Bebrütungstemperatur, auch wenn diese nicht exakt gemessen werden konnte (Heer 1999a). Hingegen verliessen

Hausrotschwanz und Alpenbraunelle während Kaltwetterperioden das Nest für längere Zeit. Ähnliches Verhalten zeigten in Einzelfällen auch Kohlmeisen *Parus major*, Tannenmeisen *P. ater* und Trauerschnäpper *Ficedula hypoleuca* (Haftorn 1988). Bei Kaltlufteinbrüchen scheint die von zumindest einigen Sperlingsvögeln bevorzugte Bebrütungsstrategie deshalb entweder intensives Brüten oder eine Aufgabe für unbestimmte Zeit zu sein (Haftorn 1988, s. auch Heiniger 1991).

Während der geschilderten Kaltwetterperiode zeigte die Alpenbraunelle länger als der Hausrotschwanz ein Brutmuster wie unter normalen Wetterbedingungen. Der deutlich kleinere Hausrotschwanz mit entsprechend geringerem Eivolumen (Körpergewicht ca. 16 g, Eigewicht ca. 2,2 g, Glutz & Bauer 1988) weist im Vergleich zur Alpenbraunelle (Körpergewicht ♀ 30–44 g, Heer 1999b; Eigewicht 3,3 g, Glutz & Bauer 1985) rein allometrisch eine geringere Kältetoleranz auf (Kendeigh 1969). So besitzt der Altvogel mit abnehmender Grösse eine verhältnismässig ungünstigere Wärmebilanz, andererseits kühlen die kleineren Eier während einer Brutpause schneller ab. Der Hausrotschwanz erreicht somit früher die kritische Grenze im Energiebudget.

Mit zunehmender Umgebungstemperatur nehmen im allgemeinen der Anteil an Sitzphasen ab und derjenige der Brutpausen zu (White & Kinney 1974). Dies widerspricht den Beobachtungen an drei Arten, die in kalten Habitaten untersucht wurden (Zerba & Morton 1983; Morton & Pereyra 1985; diese Studie). Geringere Kälte könnte unter den entsprechenden Umweltbedingungen dem brütenden Altvogel längere Sitzphasen erlauben, da einerseits höhere Umgebungstemperaturen kleinere Brutkosten verursachen (Haftorn & Reinertsen 1985) und andererseits die Nahrungssuche aufgrund höherer Insektenaktivität effizienter ist (pers. Beob.).

Bei beiden Arten brüten nur die ♀; die ♂ füttern ihre Partnerinnen nicht. Eine Entlastung der brütenden ♀ durch ihre ♂ dürfte auch bei Kaltwettereinbrüchen eine kontinuierlichere Bebrütung ermöglichen. Einerseits könnten die ♀ beim Mitbrüten der ♂ längere Zeit dem Nahrungserwerb nachgehen, andererseits müssten

die ♀ weniger Brutpausen einschalten, wenn sie durch ♂ gefüttert würden. Es erstaunt deshalb, dass sich beim Hausrotschwanz und bei der Alpenbraunelle im Laufe der Evolution weder Partnerfütterung noch eine Mitbeteiligung der ♂ an der Bebrütung entwickelt haben. Dafür werden brütende ♀ gezwungen, schnell und effizient ihre Nahrung zu finden, und die Embryonen müssen eine grosse Abkühltoleranz besitzen.

Dank. Prof. U. N. Glutz von Blotzheim leitete diese Arbeit und vermittelte die methodischen Grundlagen. Dr. B. Naef-Daenzer formte kunstvoll die Tonschalen für die Thermo-Eier und C. Mingard lieferte sterile Eier von Zuchtwachsteln. Prof. U. N. Glutz von Blotzheim, A. C. Fraenkl, Dr. A. Landmann und Dr. M. Weggler sahen das Manuskript kritisch durch. R. Lévêque überarbeitete die französische Zusammenfassung. Finanziert wurde diese Studie vom Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung (Nr. 3100-041911.94/1). Der Versuch wurde bewilligt vom Veterinärdienst des Kantons Wallis (Nr. 1/1993).

Zusammenfassung, Résumé

Beim Hausrotschwanz *Phoenicurus ochruros* und bei der Alpenbraunelle *Prunella collaris* wurden Bebrütungsmuster bei verschiedenen Umgebungstemperaturen und während Kaltwetterperioden untersucht.

Bei normalen Wetterbedingungen wechselten Brutpausen regelmässig mit Sitzphasen ab. Beim Hausrotschwanz brütete ein ♀ im Mittel 32,5 min lang, wonach es eine Brutpause von durchschnittlich 9,9 min Dauer einlegte. ♀ der Alpenbraunelle verblieben im Mittel während 36,6 min auf dem Nest und schalteten dann für 11,6 min eine Pause ein.

Die Dauer der Sitzphasen und Brutpausen zeigten temperaturabhängige Unterschiede. Bei höheren Umgebungstemperaturen verbrachten Alpenbraunellen-♀ längere Zeit auf dem Nest, bei tieferen Tagesmitteln verkürzten sich die einzelnen Brutpausen und Sitzphasen. Unterhalb eines Tagesmittels von 2,5 °C und während Kaltwetterperioden zeigten Alpenbraunellen zum Teil ein grundlegend anderes Bebrütungsmuster: Hierbei machten sie im Verlaufe des Tages wenige Brutpausen, die dann am frühen Nachmittag mehr als 2 Stunden dauern konnten. Ebenso blieb ein ♀ des Hausrotschwanzes während einer Kaltwetterperiode an 14 Bruttagen 13-mal für mindestens 2 Stunden dem Nest fern. Bei diesen langen Nestabwesenheiten kühlten die Eier jeweils auf Umgebungstemperatur ab. Die tiefsten gemessenen Eitemperaturen bei erfolgreichen Gelegen betrugen beim Hausrotschwanz 2,6 °C und bei der Alpenbraunelle 6,7 °C; bei beiden Bruten schlüpften alle Em-

bryonen (beim Hausrotschwanz allerdings erst nach einer Brutdauer von 20 Tagen), und alle Nestlinge flogen schliesslich aus.

Nidification du Rougequeue noir *Phoenicurus ochruros* et de l'Accenteur alpin *Prunella collaris* couronné de succès malgré de longues interruptions de l'incubation pendant une période de mauvais temps

Les fréquences d'incubation ont été étudiées lors de variations de température ambiante et pendant une irruption de temps froid chez le Rougequeue noir et l'Accenteur alpin.

Dans des conditions météorologiques moyennes, les périodes d'incubation et les pauses alternaient régulièrement. Une femelle de Rougequeue noir couvait pendant 32,6 minutes en moyenne avant de faire une pause de 9,9 minutes. Chez l'Accenteur alpin, les femelles couvaient pendant 36,6 minutes en moyenne et quittaient le nid pendant 11,6 minutes en moyenne.

La durée des phases d'incubation et d'absence dépendait de la température ambiante. Par température plus forte, les femelles d'Accenteurs passaient plus de temps sur le nid et les pauses étaient plus courtes. Les interruptions et les phases de couvaie étaient raccourcies par température plus basse. Au dessous d'une température moyenne journalière de 2,5 °C et pendant les périodes de mauvais temps, les Accenteurs alpins ont montré en partie un type d'incubation tout différent: ils intercalaient peu de pauses pendant la journée mais celles-ci duraient souvent plus d'une heure. De manière similaire, une femelle de Rougequeue noir a quitté le nid 13 fois sur 14 jours pendant au moins 2 heures lors d'une période de mauvais temps. Les températures d'incubation les plus basses où les jeunes ont éclos et ont pu s'envoler malgré tout furent de 2,6 °C chez le Rougequeue noir et de 6,7 °C chez l'Accenteur alpin.

Literatur

- BURGER, A. E. & A. J. WILLIAMS (1979): Egg temperatures of the Rockhopper Penguin and some other penguins. *Auk* 96: 100–105.
- CALDER, W. A. & J. BOOSER (1973): Hypothermia of Broad-tailed Hummingbirds during incubation in nature with ecological correlations. *Science* 180: 751–753.
- DRENT, R. H. (1975): Incubation. In: D. S. FARNER & J. R. KING (eds): *Avian biology*, vol. 5: 333–420. New York.
- FREY, M. (1989): Brutbiologie des Hänflings *Carduelis cannabina* unter den Einflüssen des Gebirgsklimas. *Ornithol. Beob.* 86: 265–289.
- FUNK, E. M. & H. V. BIELLER (1944): The minimum temperature for embryonic development in the Domestic Fowl (*Gallus domesticus*). *Poultry Sci.* 23: 538–540.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U. N. & K. M. BAUER (1985): *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*, Band 10. Wiesbaden. – (1988): *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*, Band 11. Wiesbaden.
- HAFTORN, S. (1983): Egg temperature during incubation in the Great Tit *Parus major*, in relation to ambient temperature, time of day, and other factors. *Fauna norv. Ser. C, Cinclus* 6: 22–38. – (1988): Incubating female passerines do not let the egg temperature fall below the «physiological zero temperature» during their absences from the nest. *Ornis Scand.* 19: 97–110.
- HAFTORN, S. & R. E. REINERTSEN (1985): The effect of temperature and clutch size on the energetic cost of incubation in a free-living Blue Tit (*Parus caeruleus*). *Auk* 102: 470–478.
- HEER, L. (1999a): Anwendungsmöglichkeiten von Thermo-Eiern zur Bestimmung brutbiologischer Parameter. *Ornithol. Beob.* 96: 117–122. – (1999b): Zur Alters- und Geschlechtsbestimmung bei der Alpenbraunelle *Prunella collaris*. *Ornithol. Beob.* 96 (in Vorb.).
- HEINIGER, P. H. (1991): Anpassungsstrategien des Schneefinken *Montifringilla nivalis* an die extremen Bedingungen des Hochgebirges. *Ornithol. Beob.* 88: 193–207.
- HEINROTH, O. (1922): Die Beziehungen zwischen Vogelgewicht, Eigewicht, Gelegegewicht und Brutdauer. *J. Ornithol.* 70: 172–285.
- KAISER, A. (1993): A new multi-category classification of subcutaneous fat deposits of songbirds. *J. Field Ornithol.* 64: 246–255.
- KEIDEL, C. G. (1994): Bergwetter. München.
- KENDEIGH, S. C. (1969): Tolerance of cold and Bergmann's rule. *Auk* 86: 13–25.
- MORTON, M. L. & M. E. PEREYRA (1985): The regulation of egg temperatures and attentiveness patterns in the Dusky Flycatcher (*Empidonax oberholseri*). *Auk* 102: 25–37.
- PRINCE, H. H., P. B. SIEGEL & G. W. CORNWELL (1969): Incubation environment and the development of Mallard embryos. *J. Wildl. Manage.* 33: 589–595.
- SHAWER, M. F. & R. E. MORENG (1975): Hypothermal stress resistance in the Domestic Fowl. 2 – adaptive changes in embryonic viability traits. *Egyptian J. Genet. Cytol.* 4: 1–22.
- WEBB, D. R. (1987): Thermal tolerance of avian embryos: a review. *Condor* 89: 874–898.
- WEINRICH, J. A. & J. R. BAKER (1978): Adélie Penguin (*Pygoscelis adeliae*) embryonic development at different temperatures. *Auk* 95: 569–576.
- WHITE, F. N. & J. L. KINNEY (1974): Avian incubation. *Science* 186: 107–115.
- ZERBA, E. & M. L. MORTON (1983): The rhythm of incubation from egg laying to hatching in Mountain White-crowned Sparrows. *Ornis Scand.* 14: 188–197.

Manuskript eingegangen 21. Februar 1999
Bereinigte Fassung angenommen 14. Mai 1999