

Warum legen Singvögel (Passeres) ihre Eier am frühen Morgen?

von LUC SCHIFFERLI

Die meisten Kleinvogelarten legen ihre Eier kurz nach Sonnenaufgang. Zahlreiche Beobachtungen aus einer umfangreichen Literatur bestätigen diese Feststellung. Tab. 1 gibt Beispiele europäischer Arten; weitere Angaben von Skutch (1976, Parent Birds and their Young, Austin & London) zeigen ähnliche Verhältnisse bei 17 zentralamerikanischen Arten. Alle in Tab. 1 aufgeführten Singvogelarten (Passeres), ausgenommen Rabenkrähe, Nebelkrähe und Elster legen gewöhnlich in den ersten Morgenstunden. Im Gegensatz dazu ist bei vielen Nicht-Passeres die Eiablage nicht an diese Tageszeit gebunden. Warum legen Singvögel nicht auch zu einer beliebigen Tageszeit, sondern fast ausschließlich bei Tagesanbruch?

Die Dotterkugeln (Oozyten) der zukünftigen Eier werden im Ovar (Eierstock) im Verlauf mehrerer Tage aufgebaut. Anschließend gelangt jeweils eine in den Ovidukt (Eileiter). Bei Kleinvögeln, die in der Regel täglich ein Ei legen, werden hier innerhalb von 24 Stunden das Eiweiß, die Schalenhaut und die Kalkschale gebildet (Stresemann 1934, Handbuch der Zoologie, Bd. 7, Berlin; Sturkie 1965, Avian Physiology, New York). Während des Aufbaus dürfte die Eischale in einem gewissen Entwicklungsstadium recht zerbrechlich sein. Möglicherweise muß das ♀ in dieser kritischen Phase seine Aktivität auf ein Minimum beschränken, damit die Schale des Oviduktes nicht beschädigt wird. M. P. L. Fogden (pers. Mitt.) vermutet, daß ♀ aus diesem Grunde am Abend nicht aktiv sind. Zu dieser Zeit stellte er häufig Netze, ohne aber ♀ der Grasmücke *Camaroptera brevicaudata* mit einem Ei im Ovidukt zu fangen. ♀, die mit der Eiablage noch nicht begonnen oder alle Eier bereits gelegt hatten, gerieten dagegen regelmäßig ins Netz. Es scheint also, daß legebereite ♀ sich anders verhalten und mindestens gegen Abend recht inaktiv sind. Dies ist erstaunlich, denn zur Eibildung benötigt das ♀ zusätzliche Energie (Perrins 1970, Ibis 112: 242–255; Ricklefs 1974, in: Paynter Avian Energetics, Publ.Nutt.Orn.Club 15: 152–297), was eine rege Aktivität zur Nahrungssuche voraussetzt. Für das ♀ wäre es also am günstigsten, wenn die verletzliche Kalkschale während der Nacht gebildet würde, wenn es ohnehin inaktiv ist, so daß keine Zeit für die Nahrungssuche verloren geht. Um diese Frage überhaupt beantworten zu können, untersuchte ich die Eischalenbildung beim Haussperling *Passer domesticus* im tageszeitlichen Verlauf.

Material und Methode

Von 1972 bis 1975 sammelte ich während der Legeperiode (April–Juni) in der Nähe von Oxford, England, 50 ♀ mit einem Ei im Ovidukt, was am leicht aufgeblähten Bauch gut zu erkennen ist. Alle Vögel wurden am späten Nachmittag und Abend mit dem Netz, oder nach Einbruch der Dunkelheit im Nistkasten gefangen und im Labor seziiert. Die Ovidukteier wurden sorgfältig entfernt und aufgebrochen; 60 frisch gelegte Eier wurden ebenfalls in die Untersuchungen einbezogen. Kalkschale und Schalenhäute wurden vorsichtig gewaschen, um anhaftendes Eiweiß zu entfernen. Dann wurden sie bei 85 °C getrocknet, bis sie ein konstantes Gewicht erreicht hatten. Da Kalkschale und Schalenhäute nicht sauber getrennt werden konnten, wurden sie zur Ermittlung des Trockengewichtes zusammen gewogen. Das Trockengewicht der Schalenhäute ermittelte ich anhand von

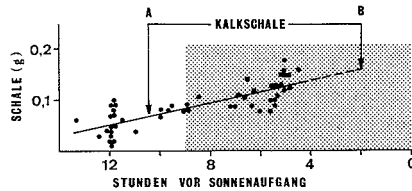


ABB. 1. Entwicklung des Trockengewichtes der Eischale (inkl. Schalenhaut) im Ovidukt des Haussperlings. Die Nacht (Sonnenuntergang bis -aufgang, Punktraster) dauert im Mittel 9 h (April–Juni, Oxford). Beginn (A) und Ende (B) der Bildung der Kalkschale. Vgl. Text. Regressionsgrade: $Y = -0,011x + 0,185$. $t = 10,0$, $p < 0,001$, $r = -0,82$, $n = 50$. – *Change in the dry weight of the shell (incl. membranes) of the egg in the oviduct, in relation to hours before sunrise. Eggs are laid shortly after sunrise. Beginning of formation (A) and completion (B) of the shell. The dotted area covers the length of the mean night hours (9 h, April–June, Oxford).*

15 Ovidukteiern, bei denen diese Membranen fertig gebildet waren, die Kalkschale aber noch fehlte.

Ergebnisse

Nach Angaben von Summers-Smith (1963, *The House Sparrow*, London) und eigenen Beobachtungen legen Haussperlinge ihre Eier kurz nach Sonnenaufgang. Die Eischale muß also vorher fertig gebildet sein. In Abb. 1 ist ihre Gewichtsentwicklung 4–14 Stunden vor Sonnenaufgang dargestellt (inkl. Schalenhäute). Das Trockengewicht der fertigen Schalenhäute beträgt 0,065 g (Standardabweichung $s = 0,02$, $n = 15$). Die resultierende Regressionsgerade in Abb. 1 zeigt, daß dieses Gewicht etwa 10–11 Stunden vor Sonnenaufgang erreicht wird. Da die Nacht in Oxford während der Legeperiode im Mittel 9 Stunden dauert (schattierter Bereich in Abb. 1), sind die Schalenhäute spätestens 1–2 Stunden vor Sonnenuntergang fertig gebildet (A in Abb. 1), möglicherweise bereits früher (vgl. Stresemann l.c.). Anschließend wird die eigentliche Kalkschale aufgebaut. Bei allen ♀, die in der Dämmerung gefangen worden waren, schien die Bildung der Schalenhäute abgeschlossen und bei den meisten waren Spuren der pigmentierten Schale erkennbar.

Schale und Schalenhäute von frisch gelegten Eiern wiegen zusammen 0,17 g ($s = 0,03$, $n = 60$). Die verlängerte Regressionsgerade (gestrichelt in Abb. 1) deutet an, daß dieses Trockengewicht etwa 2 Stunden vor Sonnenaufgang erreicht wird (B in Abb. 1). Um diese Zeit dürfte also das Ei legebereit sein. Zusammenfassend stellen wir fest, daß die Schalenhäute bereits vor Sonnenunter-

TABELLE 1. Legezeiten verschiedener europäischer Vogelarten. – *Time of laying in European bird species.*

A. Eiablage in der Regel in den ersten Morgenstunden *Time of laying in the early morning*

Non-Passeres

Zwergtaucher *Tachybaptus ruficollis* (Bandorf 1970, *Der Zwergtaucher*, Wittenberg)

Tafelente *Aythya ferina* (Bezzel 1969, *Die Tafelente*, Wittenberg)

Odinshühnchen *Phalaropus lobatus* (Tinbergen 1935, *Ardea* 24: 1–42)

Wiedehopf *Upupa epops* (Bußmann 1950, *Orn. Beob.* 47: 141–151)

Wendehals *Jynx torquilla* (Bußmann 1941, *Schweiz. Arch. Orn.* 1: 467–480)

Passeres

- Haubenlerche *Glareola cristata* (Hartley 1946, Brit.Birds 39: 142–144)
 Kurzzehenlerche *Calandrella brachydactyla* (Endes 1970, Die Kurzzehenlerche, Witt.)
 Uferschwalbe *Riparia riparia* (Hoogland & Sherman 1976, Ecol.Monogr. 46: 33–58)
 Rauchschwalbe *Hirundo rustica* (Brown 1924, Brit.Birds 27: 183–184; Haller 1949, Aus dem Leben unserer Rauchschwalbe, Aarau)
 Mehlschwalbe *Delichon urbica* (Brown 1924, Brit.Birds 27: 183–184)
 Schafstelze *Motacilla flava* (Smith 1950, The Yellow Wagtail, London)
 Gebirgsstelze *Motacilla cinerea* (Schifferli, unpubl.)
 Bachstelze *Motacilla alba* (Leinonen 1973, Orn.Fenn. 50: 52–82)
 Zaunkönig *Troglodytes troglodytes* (Armstrong 1955, The Wren, London)
 Heckenbraunelle *Prunella modularis* (Steinfatt 1938, Orn.Monatsber. 46: 65–76)
 Gartenrötel *Phoenicurus phoenicurus* (Menzel 1971, Der Gartenrotschwanz, Wittenberg)
 Hausrötel *Phoenicurus ochruros* (Menzel 1976, Der Hausrotschwanz, Wittenberg)
 Braunkehlchen *Saxicola rubetra* (Schmidt & Hantge 1954, J.Orn. 95: 130–173)
 Steinschmätzer *Oenanthe oenanthe* (Menzel 1964, Der Steinschmätzer, Wittenberg)
 Amsel *Turdus merula* (Snow 1958, A Study of Blackbirds, London)
 Schlagschwirl *Locustella fluviatilis* (Horvath & Hüttler 1966, Acta Zool.Hung. 12: 99–109)
 Sumpfrohrsänger *Acrocephalus palustris* (Wiprächtiger 1976, Orn. Beob. 73: 11–25)
 Orpheusspötter *Hippolais polyglotta* (Jouard 1937, Alauda 9: 348–357)
 Zaungrasmücke *Sylvia curruca* (Siefka 1962, Dorn- und Zaungrasmücke, Wittenberg)
 Dorngrasmücke *Sylvia communis* (Siefka 1962, Dorn- und Zaungrasmücke, Wittenberg)
 Mönchsgrasmücke *Sylvia atricapilla* (Bairlein 1978, J.Orn. 119: 14–51)
 Berglaubsänger *Phylloscopus bonelli* (Riedinger 1974, Anz.Orn.Ges.Bayern 13: 171–197)
 Waldlaubsänger *Phylloscopus sibilatrix* (Aschenbrenner 1966, Der Waldlaubsänger, Witt.)
 Fitislaubsänger *Phylloscopus trochilus* (Kuusisto 1941, Acta Zool.Fenn. 31: 1–120)
 Wintergoldhähnchen *Regulus regulus* (Thaler 1973, Gefied.Welt 97: 81–84, 103–106)
 Sommergoldhähnchen *Regulus ignicapillus* (Thaler 1973, Gefied.Welt 97: 81–84, 103–106)
 Trauerschnäpper *Ficedula hypoleucos* (Creutz 1955, J.Orn. 96: 241–326)
 Schwanzmeise *Aegithalos caudatus* (Melde 1973, Falke 20: 150–157)
 Lapplandmeise *Parus cinctus* (Haftthorn 1973, Sterna 12: 91–155)
 Tannenmeise *Parus ater* (Löhrl 1974, Die Tannenmeise, Wittenberg)
 Kohlmeise *Parus major* (Kluijver 1950, Ardea 38: 99–135)
 Kleiber *Sitta europea* (Löhrl 1967, Die Kleiber Europas, Wittenberg)
 Mauerläufer *Tichodroma muraris* (Löhrl 1976, Der Mauerläufer, Wittenberg)
 Dohle *Corvus monedula* (Zimmermann 1951, Orn.Beob. 48: 73–111)
 Star *Sturnus vulgaris* (Schneider 1960, Der Star, Wittenberg)
 Haussperling *Passer domesticus* (Summers-Smith 1963, The House Sparrow, London)
 Feldsperling *Passer montanus* (Deckert 1968, Der Feldsperling, Wittenberg)
 Schneeammer *Montifringilla nivalis* (Nethersole-Thompson 1966, The Snow Bunting, Edinburgh)

B. Eiablage nicht in den frühen Morgenstunden, Zeit oft variabel

Laying not early in the morning, time often variable

- Sandregenpfeifer *Charadrius hiaticula* (Rittinghaus 1961, Der Seereggenpfeifer, Witt.)
 Mornell *Charadrius morinellus* (Netherland-Thompson 1973, The Dotterel, London)
 Rotschenkel *Tringa totanus* (Großkopf 1958, J.Orn. 99: 1–17)
 Grünschenkel *Tringa nebularia* (Netherland-Thompson 1951, The Greenshank, London)
 Bruchwasserläufer *Tringa glareola* (Kirchner 1963, Der Bruchwasserläufer, Wittenberg)
 Lachmöwe *Larus ridibundus* (Ytreberg 1956, Nytt Mag.Orn. 4: 5–106)
 Heringsmöwe *Larus fuscus* (Paludan 1951, Vidensk.Medd.Dansk naturh.Foren. 114: 1–128)
 Kuckuck *Cuculus canorus* (Makatsch 1949, Unser Kuckuck, Wittenberg)
 Ziegenmelker *Caprimulgus europaeus* (Schlegel 1969, Der Ziegenmelker, Wittenberg)
 Elster *Pica pica* (Bährmann 1968, Die Elster, Wittenberg)
 Rabenkrähe/Nebelkrähe *Corvus corone* (Melde 1969, Raben- und Nebelkrähe, Witt.)

gang fertig gebildet werden, währenddem die Kalkschale vor allem in den Nachtstunden aufgebaut wird.

Ist nun das Ei im Ovidukt besonders verletzlich und in welchem Entwicklungsstadium der Schale? Für eine physiologische Arbeit über die Flugmuskulatur sammelte Marilyn Jones (in Vorbereitung) 21 Haussperlinge mit einem Ei im Ovidukt. 8 davon wurden 3–5 Stunden vor Sonnenuntergang mit Netzen gefangen, die restlichen 13 kurz nach Einbruch der Dunkelheit in ihren Nistkästen. Sie wurden im Labor getötet und die Flugmuskulatur herauspräpariert. Nachher erhielt ich die Vögel, um den Zustand der Eier im Ovidukt festzustellen. Es ist anzunehmen, daß die Gefährdung der Eier durch den Fang und die Sektion bedeutend größer sein dürfte als bei normaler Aktivität. Trotzdem waren die Eier bei allen 8 ♀, die vor Sonnenuntergang gefangen worden waren, unbeschädigt. Das Ei ist also um diese Zeit auch bei voller Aktivität recht widerstandsfähig. ♀ mit einem Ei im Ovidukt wurden denn auch am Nachmittag und Abend regelmäßig mit Netzen gefangen, was nur möglich ist, wenn sie tatsächlich aktiv sind. Nach Sonnenuntergang, wenn das ♀ ruht, ist die Schale dagegen leichter verletzlich. 61,5 % der Schalen der Ovidukteier von den während der Nacht gefangenen ♀ zeigten nämlich eine beschädigte Schale. Der Unterschied im Vergleich zu den vor Sonnenuntergang gefangenen ♀ ist statistisch gut gesichert (exakter Fisher-Test, $p = 0,006$). Die Zerbrechlichkeit der Kalkschale hängt eindeutig von ihrem Entwicklungsstand ab. Bei den intakten Eiern hatte die Bildung der eigentlichen Kalkschale eben erst begonnen (Trockengewicht 0,08 g, $s = 0,04$, $n = 12$). Bei den zerbrochenen Schalen war die Entwicklung dagegen weiter fortgeschritten (Trockengewicht 0,13 g, $s = 0,028$, $n = 6$). Der Gewichtsunterschied ist statistisch gesichert ($t = 10$, $p < 0,01$).

Diskussion

Wenn die Eier in den frühen Morgenstunden gelegt werden, wird das kritische Entwicklungsstadium der Schale während den Nachtstunden durchlaufen. Dieser Zeitablauf hat den äußerst wichtigen Vorteil, daß das legende ♀ tagsüber ohne Einschränkung Futter suchen kann. Diese beim Haussperling gemachten Feststellungen dürften auch für die andern Kleinvogelarten zutreffen, die ihre Eier ja ebenfalls kurz nach Sonnenaufgang legen. Es bleibt allerdings zu klären, warum die Eiablage bei einigen Krähenvögeln und bei Nicht-Passerines nicht an diese Tageszeit gebunden ist.

SUMMARY

Why do passerines lay their eggs early in the morning?

The dry weight of the shell (incl. membranes) of the egg in the oviduct of 50 House Sparrows *Passer domesticus* collected near Oxford, England, 1972–75, increased linearly during the afternoon and night hours (Abb. 1). The membranes are formed in the afternoon (dry weight 0.065, s. d. 0.02, $n = 15$), most of the calcareous shell during the night (dry weight, incl. membranes 0.17 g, s. d. 0.03, $n = 60$ fresh eggs) and the egg is ready to be laid some two hours before sunrise. In 8 females caught in mist-nets before sunset the oviduct eggs were undamaged, despite the impact of capture and handling. In 8 of 13 caught at the nest when roosting the shell was damaged. The shell seems therefore more vulnerable in the later stages of development (i. e. during the night) when the female is not active. During the day hours, however, it seems sufficiently resistant to allow the female full activity and foraging without any risk. It is argued that laying early in the morning, typical for most small passerines (Tab. 1), allows the female to make full use of the day for foraging.