

den Jahren 1938 und 1939. — Das Untersuchungsgebiet ist bei 60° N und 22° 20' E im südwest-finnischen Schärenhof gelegen und umfasst die auf der Kartenskizze verzeichneten zwei etwa 5 km² grossen Inseln mitsamt dem umgebenden Schären- und Meeresgebiet. Die Untersuchungen entfallen auf die Zeit von Mai bis August 1938 und Mai 1939. Die Landvogelfauna zählt dem Charakter der Inseln gemäss zur Hauptsache nadelwaldliebende Arten (*Carduelis spinus*, *Anthus trivialis*, *Regulus regulus*, *Turdus ericetorum*). Auch *Corvus corax*, *Haliaeetus albicilla* und *Pandion haliaëtus* brüten hier. — Die Vogelfauna der umgebenden Schären zeichnet sich durch eine relativ grosse Individuenarmut aus, und bedeutendere Kolonien kommen überhaupt nicht vor. Der im Gebiet festgestellte Brutvogelbestand beträgt 72 Arten, in betreff weiterer 9 ist mit Brüten zu rechnen. Das mitgeteilte Verzeichnis enthält sämtliche im Untersuchungsgebiet beobachteten Arten.



Neue Studien über den Tagesrhythmus des Mauerseglers, *Apus apus* (L.).

LARS VON HAARTMAN

Gegenstand vorliegender wie schon einer früheren Studie (v. HAARTMAN 1940) ist vor allem die Zeit des Einschlafens beim Mauersegler und ihre Abhängigkeit von der Belichtung. Die s. g. Weckheligkeit bei den Vögeln ist ja weit öfter untersucht worden als die Einschlafhelligkeit — von der einschlägigen Litteratur nenne ich nur die Zusammenfassung mrs NICES und die Arbeit SCHEERS — was sich daraus erklärt, dass das Erwachen besonders bei den Kleinvögeln weit leichter zu erfassen ist als das Zuruhegehen.¹⁾ Beim Mauersegler ist das Entgegengesetzte der Fall.

Selbst habe ich nur ein paar mal die Intensität der Belichtung beim Zuruhegehen des Mauerseglers gemessen. Die Berechnung der Sonnenhöhe beim Einschlafen dürfte praktisch genommen ohne Nachteile die direkten Messungen der Belichtungsintensität ersetzen können und ist übrigens die praktisch einzige Möglichkeit beim Vergleich des Verhaltens des Vogels an Orten verschiedener Breite. Ich bin dem Vorsteher des Astronomischen Observatoriums zu Helsingfors, Herrn Prof. Dr G u s t a f J ä r n e f e l t sehr dankbar dafür,

¹⁾ Zu erwähnen sind eine Arbeit von HEYDER (1933) über das Zuruhegehen der Amsel und von ALLARD (1940) über dasjenige des Stars. Die letztgenannte war mir in Original nicht zugänglich.

dass ich alle notwendigen Berechnungen der Sonnenhöhe vom Observatorium bekommen habe. Auch Herrn Prof. Dr Harald Lunelund sowie Herrn Observator Dr Yngve Öhman, Saltsjöbaden, bin ich zu grossen Dank verpflichtet.

Es war anfänglich meine Absicht, hier auch das Verhalten des Mauerseglers während der Sonnenverfinsterung am 9. VII. 1945 zu erörtern. Da die Resultate mir ziemlich unerwartet erscheinen, bin ich aber entschlossen sie erst, wenn möglich, während der Sonnenverfinsterung i. J. 1952 nachzuprüfen, die im Süden Schwedens total sein wird.

Übersicht über den Tagesrhythmus.

Wenn man zu verschiedener Zeit des Tages die Zahl der innerhalb eines begrenzten Gebietes singenden Männchen irgend einer Kleinvogelart (PALMGREN 1932) oder die Zahl der Strophen eines einzelnen Männchens (KLOCKARS 1941) rechnet, erhält man ein ziemlich gutes Bild von dem Tagesrhythmus des Gesanges. Wenn das Untersuchungsobjekt der Buchfink ist, finden wir ein deutliches Minimum etwa zwischen 12 und 18 Uhr (KLOCKARS, S. 100). Wir dürfen uns freilich nicht vorstellen, dass die Vögel zu dieser Zeit in vollständige Inaktivität versunken sind, aber die Aktivität ist herabgesetzt oder wird durch Handlungen sozusagen niederer Ordnung ausgedrückt: Beobachtungen über die Zahl der auf einem Stoppelacker futtersuchenden Buchfinken ergaben Werte, die sich invers zu der Kurve der Gesangsfrequenz verhalten (unveröffentlicht).

Ich habe schon früher versucht (v. HAARTMAN 1940) den Tagesrhythmus des Mauerseglers dadurch zu erfassen, dass ich zu verschiedener Zeit des Tages die während einer Periode von 5 Minuten in der Nähe des Hauptgebäudes auf Lemsjöhölm (etwa 60.5° n. Br., 22° ö. L.) umherfliegenden Mauersegler gerechnet habe. Ich habe später den Versuch wiederholt (Tab. I).

Tabelle I. Höchste beobachtete Individuenzahl in der Nähe der Nistkolonie. Mittelwert von Beobachtungen während der Zeit 16 — 20. VIII. 1940.

Zeit	9—10	10—11	11—12	12—13	13—14	14—15	15—16
Ind.	36	19	1	1	0	2	2
Zeit	16—17	17—18	18—19	19—20	20—21	21—22	
Ind.	6	1	40	44	62	0	

Die grosse Lücke zwischen 11 und 18 Uhr könnte als eine Ruheperiode erklärt werden (SWAEN 1922, v. HAARTMAN 1940). Indessen bin ich nunmehr einer anderen Auffassung: die Vögel befinden sich wahrscheinlich zu dieser Zeit auf Nahrungsausflügen, die so weit von der Nestumgebung führen, dass man sie von dort her gar nicht sehen kann. Nicht selten fliegen die Mauersegler mitten am Tage in grossen Scharen über Uferwiesen, Felder u. s. w.

Die Zahl der Nestbesuche in der Kolonie, die zur Zeit dieser Statistik etwa 20 Paare umfasste, ist mitten am Tage ein wenig niedriger als des Morgens und Abends (Tab. II).

Tabelle II. Zahl der Nestbesuche während 5 Minuten. In einigen Fällen Mittelwert mehrerer Beobachtungsperioden.

	Zeit	4—5	5—6	6—7	7—8	8—9	9—10	10—11	11—12	12—13
7. VIII. 1943							7	4		1
10. VIII. 1943		0	0	5	0	1	1	1/2	0	2
	Zeit	13—14	14—15	15—16	16—17	17—18	18—19	19—20	20—21	21—22
7. VIII. 1943		2	1	3	3	0	10	3	6	6 1/2
10. VIII. 1943		0	0	0	3	0	2	0	1	13

Es ist ungewiss ob die Jungen immer beim Hereinfliegen gefüttert werden. In der Abenddämmerung ist das wenigstens nicht der Fall, denn die Vögel fliegen dann unter die Dachziegel herein um zu übernachten.

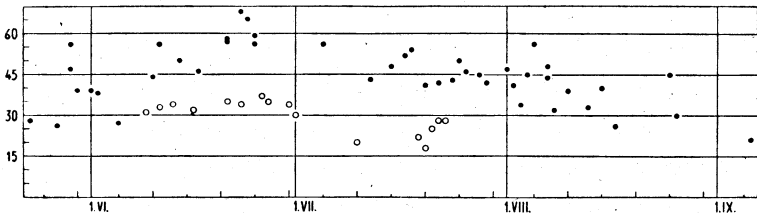
Die Zahl der Nestbesuche war während der beiden Tage sehr verschieden. Am 7. VIII. war das Wetter vorteilhaft, mit schwachem Wind, am 10. VIII. war schlechtes Wetter mit Regen um 10 Uhr und mehrmals später. Am Nachmittag wurde es klar aber zugleich windig. Vielleicht waren auch am 10. VIII. einige Bruten ausgeflogen, die am 7. VIII. noch im Neste waren.

Der Mauersegler ist wohl der letzte der eigentlichen Tagesvögel, der abends rege ist. Die ganze Nacht hindurch kann man ihn dann und wann unter den Dachziegeln pfeifen hören, vielleicht als Leerlaufreaktion.

Das Erwachen des Mauerseglers geschieht ziemlich spät. Auf der Breite von Helsingfors hat der Vogel mitten im Sommer eine Schlafzeit von etwa 4 Stunden, auf höheren Breiten sah ich ihn bei günstigem Wetter zur Mitternacht rege. Falls die Mauersegler hier im hohen Norden überhaupt ruhen, so geschieht es nicht zur dunklesten Zeit des Tages wie im Süden.

Zuruhegehen und Belichtungsintensität.

Ich habe die Tageszeit verzeichnet, zu der der letzte Mauersegler auf Lemsjöholm (60.5° n. Br., 22° ö. L.) ab Ende Mai bis Anfang September umhergeflogen ist. Darüber liegen literarische Angaben über das Zuruhegehen des Vogels an zwei Orten in Deutschland vor, Friednau ($52,5^{\circ}$ n. Br., 13° ö. L., SCHUSTER 1921) und Rinteln ($52,2^{\circ}$ n. Br., 9° ö. L., SEHLBACH 1926).



Diagr. 1. Die »Verspätung« des Mauerseglers auf Lemsjöholm, $60,5^{\circ}$ n. Br. (gefüllte Kreise) und in Rinteln, $52,2^{\circ}$ n. Br. (leere Kreise). Ordinate: Zeit nach dem Sonnenuntergang in Minuten. Abszisse: Datum. Nur klare oder fast klare Abende sind berücksichtigt worden.

Unter Zuhilfenahme des Tabellenwerkes »Auringon ja kuun nousu- ja laskuajat vuonna 1945« lässt sich die Zeitdifferenz zwischen dem Sonnenuntergang und der Zeit des Einschlafens leicht berechnen. Unter Berücksichtigung nur klarer oder fast klarer Abende habe ich die genannte Kalküle für Lemsjöholm und Rinteln ausgeführt. Die Ergebnisse werden diagrammatisch dargestellt. Folgende charakteristischen Züge fallen in die Augen: 1) Die Zeitdifferenz, die ich im Folgenden *die Verspätung* nenne, ist am grössten zur Zeit des Sommersonnenstandes und wird umso kleiner, je näher die Herbst- bzw. Frühjahrs-sonnenwende ist. 2) Die Verspätung ist durchgehend kleiner in Rinteln, das etwa 7.5° südlich von Lemsjöholm liegt.

1) *Einfluss der Jahreszeit.* Die Belichtungsintensität hängt an klaren Abenden, wenn man von dem für unsere Zwecke wahrscheinlich sehr unwesentlichen Trübheitsfaktor absieht, von der Sonnenhöhe ab (dem Winkel der Sonne über bzw. nach dem Sonnenuntergang unter dem Horizont). Tab. III. stellt die Sonnenhöhe zur Zeit des Einschlafens dar. Unter dem Begriff mittlere Verspätung in derselben Tabelle wird die Verspätung am angegebenen Tage verstanden sowie an den vier Tagen vorher und nachher, falls Beobach-

tungen während dieser Zeit vorliegen. So wurde z. B. die mittlere Verspätung für 1. VI. aus Beobachtungen während der Zeit 27. V—5. VI. berechnet.

Tabelle III. Zuruhegehen an 60,5° n. Br.

Datum	Mittlere Verspätung	Sonnenhöhe
1. VI.	39 Min.	—3,5°
23. VI.	60 Min.	—4,8°
20. VII.	46 Min.	—4,3°
5. VIII.	43 Min.	—4,5°
15. VIII.	33 Min.	—3,6°

Die Verspätung der Mauersegler wechselt also zwischen 33 Min. und 60 Min., während die Belichtungsstärke beim Zuruhegehen ziemlich unverändert ist, wenigstens von Mittsommer bis Mitte August. Das frühe Zuruhegehen zur Zeit der Ankunft und des Wegzuges hängt vielleicht davon ab, dass es dann weniger Vögel gibt, und dass das Umherschwärmen spät am Abend einen sozialen Charakter hat. Vielleicht spielt auch der schwächere Insektenzugang beim kälteren Wetter eine Rolle. Am 5. VIII. 1940, als die Mauersegler ungewöhnlich spät, fast noch eine Stunde nach Sonnenuntergang rege waren, war die Zahl der umherschwärmenden Vögel besonders hoch, 120—130. Vielleicht waren es z. T. soeben ausgeflogene Junge, vielleicht ungepaarte Individuen.

2) *Einfluss der geographischen Breite.* Je weiter wir im Sommerhalbjahr nach Norden zu kommen, umso langsamer fällt die Dämmerung und umso kürzer wird die Nacht, bis endlich die Sonne nördlich des Polarkreises während einer kürzeren oder längeren Zeit aufhört unter den Horizont zu sinken. Wie reagieren nun die Vögel? Einige haben gewiss ein Mindestbedürfnis von Schlaf, wie die Finkenvögel, die zur Mitternacht einige Stunden inaktiv sind, obwohl die normale Einschlafhelligkeit überhaupt nicht eintritt (PALMGREN 1935). Der Mauersegler verhält sich im hohen Norden ganz anders (Tab. IV). Am 14. VII. 1948 folgte ich das abendliche Umherschwärmen der Segler über einen offenen Platz in Kemi (65.8° n. Br.). Es waren die ganze Zeit zwischen 22 und 1 Uhr dieselben 6—11 Vögel sichtbar, die im fast klaren und stillen Wetter mit ihrem Insektenfang beschäftigt waren. Auch der graue Fliegenschnäpper war rege; seine Stimme wurde dann und wann während der dunklesten Stunde gehört.

Tabelle IV. Zuruhegehen Mitte Juli auf verschiedenen geographischen Breiten (klare Abende).

Datum	Ort	Breite	Letzte Beobachtung	Ver-spätung	Sonnenhöhe beim Zuruhegehen
14. VII.	Kemi	65,8°	—	—	—
16. VII.	Karlö	65,0°	23.45 OEZ	76 Min.	—3° 15'
15. VII.	Lemsjöholm	60,5°	22.35 OEZ	48 Min.	—4° 20'
15. VII.	Friedenau	52,5°	20.47 MEZ	22 Min.	—3° 30'
19. VII.	Rinteln	52,2°	20.55 MEZ	22 Min.	—3° 30'

Die Sonnenhöhe beim Einschlafen auf Karlö liegt nur wenig über der Sonnenhöhe an den anderen Orten. In Kemi sinkt die Sonne am 14. VII. überhaupt nicht so tief unter den Horizont, dass die Dunkelheit, die zum Hervorrufen des Einschlafens nötig ist, erreicht würde. Karlö, 0,8° südlicher, liegt offenbar an der Grenze: der letzte Segler kam erst ein Viertel vor Mitternacht in die Kirche hineinsausend.

Die Belichtungsstärke beim Einschlafen lässt sich aus den Messungen LUNELUNDS (1935, S. 9 und 1928, S. 27) berechnen (Tab. V).

Tabelle V. Belichtungsintensität und Sonnenhöhe an einem klaren Tage (LUNELUND).

Sonnenhöhe	Belichtungsintensität	Sonnenhöhe	Belichtungsintensität
45°	77000 Lux	— 2°	100 Lux.
30°	45000	— 3°	30
10°	13000	— 4°	6
5°	6000	— 5°	3
3°	3500	— 6°	1
0°	400	— 8°	0,1
—1°	225	—10°	0,01

Die Einschlafhelligkeit Mitte Juli wäre gemäss dieser Werte für Lemsjöholm nur etwa 5 Lux, für Rinteln und Friedenau etwa 15 Lux und für Karlö etwa 22 Lux. Es ist wahrscheinlich, dass die Beobachtungsmöglichkeiten auf Lemsjöholm besser waren als an den anderen Orten. Die Kolonie in der Kirche von Karlö war sehr klein, und vielleicht war es in den deutschen Kleinstädten nicht so leicht zu sehen, wann der allerletzte Mauersegler in das Nest hineinflug. Auf Lemsjöholm verschwindet die Hauptmenge etwas früher als die letzten, etwa bei 30 bis 20 Lux.

3) *Unterschied zwischen bewölkten und klaren Abenden.* Während 14 Beobachtungsabenden auf Lemsjöholm war der Himmel bedeckt oder überwiegend bedeckt. Wenn man die Einschlafzeiten an diesen und den klaren Abenden vergleicht, findet man, dass die Segler in zehn Fällen früher als normal, in drei Fällen etwa zu normaler Zeit und in einem Fall etwas später als normal eingeschlafen sind. Gewöhnlich war die Zeitdifferenz nur etwa 10 Min., aber in ein Paar Fällen war die Zahl der umherfliegenden Segler schon beim Sonnenuntergang sehr niedrig.

LUNELUND (1928, S. 28) gibt Werte der Belichtungsstärke bei verschiedener Sonnenhöhe und Bedeckung in Potsdam. Da dieselbe Sonnenhöhe im grossen und ganzen derselben Belichtungsstärke entspricht, mögen die Ergebnisse approximativ auch auf unsere Verhältnisse übertragen werden können. Besonders interessiert uns die Belichtungsstärke bei der Sonnenhöhe -4° , die ja ungefähr der Sonnenhöhe beim Zuruhegehen des Seglers entspricht. Um die Kalküle auf Basis der Werte LUNELUNDS durchführen zu können, müssen wir auch die Schnelligkeit kennen, womit die Sonne 1° sinkt. Sie beträgt auf dem Breitengrade Lemsjöholms zur Zeit des Sonnenunterganges etwa 10 Min. Gehen wir von der Belichtungsstärke an einem klaren Tage aus, wenn sich die Sonne 4° unter dem Horizont befindet. Dieselbe Belichtungsstärke wird bei schwacher Bedeckung etwa 4 Min. früher, bei starker Bedeckung oder Nebel um 12 1/2 Min. und bei Regen um 17 1/2 Min. früher erreicht. Die Übereinstimmung dieser approximativen Werte mit dem Einschlafen an bedeckten und regnerischen Tagen ist sehr gut.

Wenn wir die Ergebnisse der Momente 1—3 unter einem Gesichtspunkt zusammenfassen, finden wir, dass *der Mauersegler im grossen und ganzen von den äusseren Verhältnissen (Jahreszeit, geographische Breite und Bewölkung) unabhängig an einer bestimmten Einschlafhelligkeit festhält.*

Das Erwachen.

In der »Vogeluhr« (STADLER 1933), in der die Vogelarten in einer mehr oder weniger bestimmten Ordnung erwachen, gehört der Mauersegler zu den letzten. Einige Beispiele von Lemsjöholm seien mitgeteilt:

29. V. 1946 (Himmel bedeckt). Der erste fliegende Segler um 2.31 Uhr, der erste Buchfink um 2.43 Uhr gehört.

31. V. 1943 (Himmel klar). Kein Segler vor 3.18 Uhr umherfliegend. Der erste Buchfink um 3.00 Uhr, der erste Star um 3.15 Uhr.

4. VI. 1943 (Himmel bedeckt). Der erste fliegende Segler um 2.46 Uhr. Der erste Hausspatz um 2.38 Uhr, der erste Buchfink um 2.46 Uhr, der erste Wendehals um 3.00 Uhr.

11. VI. 1943 (Himmel klar). Um 3.00 Uhr 4 fliegende Segler. Der erste Buchfink um 2.40 Uhr, der erste Wendehals um 3.06 Uhr.

7. VIII. 1948 (Himmel klar). Der erste fliegende Segler um 4.46 Uhr. Die ersten Buchfinken (mehrere) um 4.25 Uhr umherfliegend, der erste Hausspatz um 4.36 Uhr gehört.

In einigen Fällen scheint der Segler noch später erwacht zu sein, obwohl es vielleicht möglich ist, dass ich die allerersten Individuen übersehen habe. Die Zeit des Erwachens variiert bei dieser Art offenbar stärker als bei den meisten anderen Vögeln.

Es wäre sinnlos die Belichtungsintensität beim Erwachen und Einschlafen zu vergleichen. Der schlafende Vogel befindet sich ja tief unter den Dachziegeln, wo die Belichtung nur einen Bruchteil der Belichtung im Freien beträgt. Es ist also ganz natürlich, dass das Erwachen verspätet erscheint. Bei meinen Studien über den Trauerfliegenschnäpper habe ich einmal ein Männchen beobachtet, das in einem Nistkasten übernachtete. Dieser Vogel erwachte weit später als die anderen, die im Freien schliefen.

Auch SWAEN (1922) und DAANJE (1944) teilen mit, dass der Segler sehr spät erwacht. Dasselbe scheint auch mit dem amerikanischen Segler *Chaetura pelagica* der Fall zu sein (PICKENS 1935).

Zusammenfassung.

Im Gegensatz zu den Finkenvögeln scheint der Mauersegler mitten am Tage keine Ruheperiode zu haben. Im hohen Norden fehlt ihm im Hochsommer auch die Schlafzeit zur Mitternacht.

Die Zeitdifferenz zwischen Sonnenuntergang und Zuruhegehen, »die Verspätung«, ist zur Zeit des Sommersonnenstandes am grössten und wird immer kleiner je mehr man sich der Herbst- bzw. Frühjahrssonnenwende nähert. Das hängt hauptsächlich davon ab, dass die Dämmerung mitten im Sommer verhältnismässig langsamer fällt.

Die Verspätung ist durchgehend kleiner im Süden als im Norden, was von der im Süden schneller fallenden Dämmerung abhängt. Wenn die Belichtungsintensität in der nordischen Sommernacht nicht dermassen herabgesetzt wird, dass die Schlafhelligkeit des Mauerseglers erreicht wird, ist er auch zu Mitternacht rege.

An bewölkten Abenden tritt das Zuruhegehen früher ein als an klaren.

Der Mauersegler hält also von der Jahreszeit, geographischen Breite und Bedeckung des Himmels ziemlich unabhängig an einer bestimmten Einschlafhelligkeit fest, die etwa 4—15 Lux beträgt (Sonnenhöhe etwa $-3\ 1/2^\circ$ bis $-4\ 1/2^\circ$).

Das Erwachen findet ziemlich spät und zu auffallend schwankender Zeit statt.

Schrifttum.

ALLARD, H. A., 1940, The Starling's Family Life and Behaviors. Journ. Wash. Acad. Sci. 30. — Auringon ja kuun nousu- ja laskuajat vuonna 1945. Helsinki 1944. — DAANJE, A., 1944, De vliegende Gierzwaluw, *Apus a. apus* (L.). Ardea 33. — v. HAARTMAN, L., 1940, Über den Tagesrhythmus des Mauerseglers, *Apus a. apus* (L.). Orn. Fenn. 17. — HEYDER, R., 1933, Das Zuruhegehen der Amsel, *Turdus merula* L., in seinem Verhältnis zur Tageshelle. Mitt. Ver. sächs. Orn. 4. — KLOCKARS, B., 1941, Studier över fågelsångens dagsrytmik. Orn. Fenn. 18. — LUNELUND, H., 1928, Über die Tageshelligkeit in Finnland. Soc. Sci. Fenn. Comment. Phys.-Mathem. 4. — 1935, Die Helligkeit in Finnland. Ibid. 8. — NICE, M. M., 1943, Studies in the Life History of the Song Sparrow II. Trans. Linn. Soc. New York 6. — PALMGREN, P., 1932, Några synpunkter på studiet av fågelsången. Orn. Fenn. 9. — 1935, Über den Tagesrhythmus der Vögel im arktischen Sommer. Ibid. 12. — PICKENS A. L., 1935, Evening Drill of Chimney Swifts during the Late Summer. Auk 52. — SCHEER, G., 1940, Über den Frühgesang der Vögel. Verh. Orn. Ges. Bayern 22. — SCHUSTER, L., 1921, Über Zuruhegehen und Abzug des Turmseglers im Sommer 1920. Orn. Monatsber. 29. — SEHLBACH, FR., 1926, Beobachtungen an Turmschwalben. Orn. Monatsschr. 51. — STADLER, H., 1933, Mittlere Vogeluhr. Ibid. 58. — SWAEN, A. E., 1922, Bijzonderheden betreffende de Gierzwaluw [*Apus apus* (L.)]. Ardea 11.

Nachschrift. Neulich erschien in Ardea (1947: 3—4, S. 157—183) eine Arbeit von C. DE GRAAF, in der das abendliche Umherfliegen des Mauerseglers eingehend behandelt wird. Der Verfasser sagt (S. 176): „Ik heb geen enkele maal gezien, dat de opgestegen vogels in massa terugkwamen“ und vermutet, dass die hochfliegenden Mauersegler die ganze Nacht in der Luft bleiben. Wie ich hier und schon früher (v. HAARTMAN 1940) dargetan habe, habe ich an unzähligen Abenden gesehen, wie die Mauersegler spät nach dem Sonnenuntergang in grosser Zahl unter die Dachziegel hereinfliegen. Ob trotzdem ein Teil der Segler in der Luft bleibt, kann ich nicht entscheiden. Zu einer solchen Vermutung geben indessen (wenn man vom Verhalten des Vogels im hohen Norden absieht) meine Beobachtungen keinen Anlass.