

Aus dem AK Stoffwechselfysiologie der Universität Frankfurt

Die Energiekosten der Bebrütung bei der Amsel *Turdus merula*

Energy costs of incubation in the *Blackbird Turdus merula*

Roland Prinzinger

Über die Energiekosten der Fortpflanzung bei Vögeln gibt es eine grosse Zahl von Untersuchungen. Eine Reihe von Parametern sind einer experimentellen und/oder theoretischen Bearbeitung relativ leicht zugänglich: z.B. die Produktionskosten der Eier, der Spermien, die Embryogenese und die Aufzucht der Jungen (Zusammenfassung z.B. in Bezzel & Prinzinger 1990). Schwierigkeiten entstehen vor allem bei der Frage, wie hoch der (zusätzliche) Energiebedarf eines brütenden Vogels im Vergleich zum nichtbrütenden ist.

Zwei kontroverse Ansichten sind zu dieser Frage zu finden. King (1973) geht davon aus, dass der Vogel über seine normale Energieumsatzrate genügend (Abfall-) Wärme produziert, um die Eier zu bebrüten. Da der brütende Vogel kaum aktiv ist, wäre dann der Bebrütungsvorgang insgesamt eher eine Phase der Energieverbrauchsreduktion, der Erholung. Kendeigh (1963) kommt zu einem anderen Schluss: Er untersuchte den Wärmeaustausch zwischen brütendem Vogel, Gelege und Umgebung und fasste das Ergebnis in eine «Kendeigh-Formel», aus der sich ergibt, dass der Vogel zur Bebrütung einen hohen, zusätzlichen Energieaufwand betreiben muss. Prinzipiell könnten die verschiedenen Theorien an sich für verschiedene Vogelarten nebeneinander gültig sein. Die Situation wird aber insofern erschwert, als verschiedene Autoren bei den gleichen Vogelarten zu sehr unterschiedlichen Ergebnissen gekommen sind (Tab. 1).

Die meisten Ergebnisse späterer Arbeiten, auf die sich die oben genannten Be-

trachtungen stützen, arbeiten mit einer Mischung aus (in der Regel wenigen) direkten Messungen und theoretischen Annahmen. Besonders letztere, aber auch die äusseren Bedingungen der Datenerhebung, sind sehr variabel und auch zufallsbedingt. Nicht zuletzt ist auch die Frage nach der Vergleichsbasis für den brütenden Vogel strittig. Ökologisch wenig sinnvoll erscheint, den brütenden Vogel mit einem Vogel zu vergleichen, der auf einem leeren Nest sitzt. Diese Betrachtung hat mehr theoretischen Wert. So etwas kommt normalerweise in der Natur nicht vor. Vergleichsbasis sollte zumindest ein frei sitzender, ruhiger Vogel ausserhalb des Nestes sein.

Die folgende Arbeit versucht, am Beispiel der Amsel *Turdus merula* einen Beitrag zur Lösung der Kontroverse zu liefern. Dabei wurde versucht, möglichst viele der beteiligten Parameter durch direkte experimentelle Messung zu bestimmen und die Literatur zu diesem Thema kritisch zu sichten.

Dank. Ein Teil der Untersuchungen wurde mit Mitteln und Geräten der Deutschen Forschungsgemeinschaft durchgeführt (Pr 202/2–2). Frau Dr. M. A. Biederman-Thorson erledigte in dankenswerter Weise die Übersetzungen ins Englische.

1. Material und Methoden

In der Regel wurden Standardmethoden angewandt, die in der Literatur zahlreich dargestellt wurden. Im folgenden werden daher nur die Grundzüge der Methoden

Tab. 1. Energiekosten der Bebrütung im Literaturvergleich. Dargestellt ist, ob der Energieverbrauch im Vergleich zum Nichtbrüter erhöht oder erniedrigt ist. – *Energy costs of incubating in relation to a non-breeding bird; a comparison of published data. First row: Energy consumption is increased. Second row: lower energy consumption.*

Umsatz erhöht	Umsatz niedriger
Star ¹	Bairds Strandläufer ¹¹
<i>Sturnus vulgaris</i>	<i>Calidris bairdii</i>
Dachsammer ²	Dachsammer ¹²
<i>Zonotrichia leucophrys</i>	<i>Zonotrichia leucophrys</i>
Zebrafink ³	Zebrafink ¹³
<i>Taeniopygia guttata</i>	<i>Taeniopygia guttata</i>
Hauszaunkönig ⁴	Rotschulterstärling ¹⁴
<i>Troglodytes aedon</i>	<i>Agelaius phoeniceus</i>
Kohlmeise ⁵	Buntfalke ¹⁵
<i>Parus major</i>	<i>Falco sparverius</i>
Blaumeise ⁶	Weidentyrann ¹⁶
<i>Parus caeruleus</i>	<i>Empidonax trailii</i>
Waldohreule ⁷	Lachtaube ¹⁷
<i>Asio otus</i>	<i>Sireptopelia risoria</i>
Silbermöwe ⁸	4 versch. Sturmtaucher ²⁰
<i>Larus argentatus</i>	<i>Procellariiformes</i>
Moorschneehuhn ⁹	Moorschneehuhn ⁹
<i>Lagopus lagopus</i>	<i>Lagopus lagopus</i>
Alpensneehuhn ⁹	Alpensneehuhn ⁹
<i>Lagopus mutus</i>	<i>Lagopus mutus</i>
Wintergoldhähnchen ¹⁰	Wanderalbatros ²¹
<i>Regulus regulus</i>	<i>Diomedea exulans</i>
Halsbandfliegenschnäpper ¹⁸	Laysanalbatros ²²
<i>Ficedula albicollis</i>	<i>Diomedea immutabilis</i>
Trauerfliegenschnäpper ¹⁹	Bonin-Sturmvogel ²²
<i>Ficedula hypoleuca</i>	<i>Pterodroma hypoleuca</i>
Königspinguin ²⁵	Goldschopfpinguin ²⁴
<i>Aptenodytes patagonicus</i>	<i>Eudyptes chrysolophus</i>
Kanarienvogel ²⁶	Felsenpinguin ²⁴
<i>Serinus serinus</i>	<i>Eudyptes chrysocome</i>
Rauchschwalbe ²⁸	Rauchschwalbe ²⁷
<i>Hirundo rustica</i>	<i>Hirundo rustica</i>
Mehlschwalbe ²⁸	Wellenläufer ²³
<i>Delichon urbica</i>	<i>Oceanodroma leucorhoa</i>
Uferschwalbe ²⁸	Amsel ³⁰
<i>Riparia riparia</i>	<i>Turdus merula</i>
Schneefink ²⁹	
<i>Montifringilla nivalis</i>	

1 Biebach (1979), 2 Hubbard (1978), 3 El Wailly (1966), 4 Kendeigh (1963), 5 Mertens (1978, 1980), 6 Haftorn & Reinertsen (1985), 7 Wijandts (1984), 8 Drent (1972), 9 Gabrielsen & Unander (1987), 10 Haftorn (1978), 11 Norton (1973), 12, 14, 16 Walsberg & King (1978), 13 Walsberg (1983), 15 Gessaman & Findell (1979), 17 Brisbin (1969), 18 Moreno et al. (1991), 19 Moreno & Carlson (1989), 20 Brown (1988), 21 Brown & Adams (1984), 22 Grant & Whittow (1983), 23 Ricklefs et al. (1986), 24 Brown (1984), 25 Carriek (1972), 26 Weathers (1985), 27 Jones (1987), 28 Westerterp & Bryant (1984), 29 Heiniger (1991), 30 diese Arbeit

dargelegt, die für den Nachvollzug der Datenermittlung von Wichtigkeit erscheinen. Auf Wunsch werden aber Details – insbesondere zu den speziellen Berechnungsmethoden – auf Anfrage gerne mitgeteilt.

Bestimmung der Nestparameter: $n = 9$ Nester. Die Wärmekapazität, der Wärmedurchgang und die Isolation (Wärmerückhalt) wurden mit einem speziell konstruierten Wärmeflussgerät bestimmt: Ein mit Wasser gefüllter Glaskolben, der genau in das zu messende Nest eingepasst war, wurde mit einem Präzisionsheizer auf die gewünschte Bruttemperatur gebracht. Der zur Konstanthaltung der Temperatur notwendige Energieverbrauch wurde über eine Messbrücke über mehrere Stunden hinweg bestimmt. Aus dem Nullwert des Glaskolbens und den morphometrischen Werten des Nestes (Innenfläche, Masse etc.) lassen sich die genannten Daten ermitteln. Alle angegebenen Werte beziehen sich auf trockene Nester in windstiller Umgebung. Die Versuche (auch die nachfolgenden) wurden in einer Temperatorkammer durchgeführt, die auf $\pm 1^\circ\text{C}$ regulierbar war.

Bestimmung der Eiparameter: Mittlere Masse 7,06 g, mittlere Dichte 1,017 g (n : je nach Versuchsansatz bis 73 Eier). Die Wärmekapazität wurde nach physikalisch-chemischen Methoden bestimmt: Eine definierte Menge Wasser wurde in einem DEWAR-Kalorimeter auf eine Temperatur von etwa $+14 \pm 0,5^\circ\text{C}$ gebracht. Eier mit Bruttemperatur ($+37,8^\circ\text{C}$) wurden in das Wasserbad getaucht, und aus dem Wärmeaustausch (Temperaturerhöhung im Wasserbad) wurde die Wärmekapazität bestimmt (eine Temperaturerhöhung von $1^\circ\text{C}/\text{ml}$ Wasser entspricht einem Wärmewert von 4,18 Joule). Die Abkühlrate wurde durch ein in der Eimitte eingestochenes, fixiertes und kalibriertes Thermometer, das an einen Schreiber angeschlossen war, ermittelt. Das Ei wurde auf Bruttemperatur gebracht und anschließend in einem Temperaturschrank bei der angegebenen Umgebungstemperatur ausgekühlt.

Bestimmung des Embryonalumsatzes: Mit Standardmethoden: Scholander-Respi-

rometern und Warburg-Apparaturen. Vgl. im Detail z.B. Op de Hipt & Prinzing (1992).

Bestimmung des Adultumsatzes: Direkte Messungen des Umsatzes im offenen System mit Sauerstoff- und Kohlendioxid-Analysatoren (vgl. z.B. Prinzing et al. 1989). Zur Ermittlung des Grundumsatzes und der Wärmedurchgangszahl wurden eigene Untersuchungen verwendet (Rother 1987) und zusätzlich mit den errechenbaren Erwartungswerten (Aschoff & Pohl 1970, Aschoff 1981, Prinzing et al. 1986) gemittelt, um eine möglichst generelle Wertebasis zu erhalten. Aus diesem Grunde sind in der entsprechenden Abbildung keine Einzelwerte eingezeichnet. Die obere kritische Umgebungstemperatur wurde nicht bestimmt, da sie für die Betrachtung unerheblich ist. Eine Bestimmung des Umsatzes einer brütenden Amsel konnte nicht durchgeführt werden. Ihr theoretischer Umsatz wurde auf der Basis der oben genannten Parameterdaten errechnet. Die mittlere Adultmasse wurde für die Berechnungen mit 70 g zugrunde gelegt.

Weitere Einzelheiten siehe unter «Ergebnisse».

2. Ergebnisse und Diskussionsbeiträge

Zur Beurteilung der Energiekosten der Bebrütung ist die Kenntnis folgender Parameter wichtig:

Zum einen müssen die rein physikalischen, thermischen Eigenschaften (spezifische Wärmekapazität, Isolationswerte, Wärmedurchgang etc.) des Nestes und der Eier bekannt sein. Dann ist es notwendig, zu wissen, wie hoch der Energieumsatz des Altvogels und der sich im Ei entwickelnden Embryonen ist. Beide Organismensysteme tragen zum Gesamtwärmehaushalt der thermoregulatorischen Einheit Vogel-Nest-Eier bei. Besonders die Embryonen wurden in vielen Publikationen nicht miteinbezogen, was zumindest in der Schlussphase der Bebrütung einen Fehler darstellen kann.

2.1. Nestparameter

Die 9 Nester hatten im Mittel eine Masse von 233 g. Ihre Innenfläche (O) betrug $154 \pm 30 \text{ cm}^2$ (Bereich 85 bis 185 cm^2). Bei einer Umgebungstemperatur (UT) von $+19$ bis $+20^\circ\text{C}$ und einer Bebrütungstemperatur (BT) von $+38^\circ\text{C}$ wurden folgende thermischen Werte bestimmt:

Wärmedurchgang (Wärmeverlust durchs Nest) $T_{\text{cno}} = 0,70 \text{ J/cm}^2 \times \text{h} \times ^\circ\text{C}$

Wärmedämmung (Isolation)

$I_n = 4,35 \text{ J/cm}^2 \times \text{h} \times ^\circ\text{C}$

spezifische Wärmekapazität

$K_n = 1,1\text{--}1,3 \text{ J/g} \times ^\circ\text{C}$.

Für eine adulte Amsel ermittelten wir folgende mittlere Daten (s. dazu weiter unten und Prinzinger 1990, 1991):

Körpermasse $b_m = 70 \text{ g}$

Körperoberfläche $O = 95 \text{ cm}^2$

Wärmedurchgang (szahl)

bezogen auf Masse $T_{\text{cg}} = 2,40 \text{ J/g} \times \text{h} \times ^\circ\text{C}$

auf Oberfläche $T_{\text{co}} = 1,87 \text{ J/cm}^2 \times \text{h} \times ^\circ\text{C}$.

Sitzt eine Amsel brütend im Nest, wird der Wärmeverlust (die Wärmedurchgangszahl) reduziert, da die isolierenden Schichten zunehmen (jetzt Federkleid und Nest). Der Gesamtwärmedurchgang T_{cs} berechnet sich dann nach:

$$\begin{aligned} 1/T_{\text{cs}} &= 1/T_{\text{co}} + 1/T_{\text{cno}} \\ &= 0,51 \text{ J/cm}^2 \times \text{h} \times ^\circ\text{C}. \end{aligned}$$

Das ist nur 27,3% des Amseladultwertes. Anders ausgedrückt, ist die Isolation um über 70% verbessert worden. Da der Vogel aber nicht mit seiner gesamten Oberfläche durch das Nest bedeckt wird, ist dieser Effekt nur teilweise wirksam. Nimmt man als entsprechenden Bedeckungswert rund $\frac{2}{3}$ (66%) an, liegt der korrespondierende Wert bei

$$T_{\text{cs}} = 0,96 \text{ J/cm}^2 \times \text{h} \times ^\circ\text{C}$$

bzw. bezogen auf g Körpermasse

$$T_{\text{csg}} = 1,3 \text{ J/g} \times \text{h} \times ^\circ\text{C},$$

was immer noch etwa der Hälfte (51,5%) des Normalwertes entspricht.

Bei der daraus zu folgernden geringen Reduktion des Basalumsatzes (BMR) von $50 \text{ J/g} \times \text{h}$ in der Thermoneutralzone (TNZ) auf $40 \text{ J/g} \times \text{h}$ wird dadurch die Untere Kritische Temperatur (UKT) auf ca. $+10^\circ\text{C}$ verschoben und bei einer UT von $18\text{--}20^\circ\text{C}$ etwa $25 \text{ J/g} \times \text{h}$ Energie gegenüber einem Nichtbrüter gespart, der hier $57 \text{ J/g} \times \text{h}$ verbraucht (Ersparnis 47%); vgl. Abb. 3.

Weitere Daten (insgesamt gibt es sehr wenige) zu oben genannten Nestparametern anderer Vogelarten finden sich z.B. in Palmgren & Palmgren (1939), Pikula (1978), Skowron & Kern (1980), Glutz von Blotzheim (1987) und Prinzinger (1991) mit weiteren Literaturangaben.

2.2. Eiparameter

73 Eier aus 43 Nestern wogen im Mittel 7,06 g. Ihre mittlere Dichte betrug 1,0171 g/ml; ihre spezifische Wärme $3,66\text{--}3,77 \text{ J/g} \times ^\circ\text{C}$ (Mittelwert 3,7). Für die Auskühlrate (Abb. 1) und damit den Wärmeverlust der Eier ohne Schutz (Altvogel vom Nest weg; bei Brutpausen) ergeben sich folgende Werte (bei UT $22,3^\circ\text{C}$; Werte für 5 Eier nach Daten von Pikula 1977):

Einzelei ausserhalb Nest $0,353 \text{ J/g} \times \text{min}$ bzw. $0,096^\circ\text{C/g} \times \text{min}$

5 Eier im Nest (-25%) $0,266^\circ\text{C/g} \times \text{min}$ bzw. $0,072 \text{ J/g} \times \text{min}$.

Einzelne, unbebrütete Amsel Eier haben danach ungeschützt eine mittlere Auskühlrate von rund $0,096^\circ\text{C/g} \times \text{min}$. Bei einer Wärmekapazität von $3,7 \text{ J/g} \times ^\circ\text{C}$ entspricht dies einem Wärmeverlust von $0,353 \text{ J/g} \times \text{min}$. Liegen 5 Eier gemeinsam in einem Nest, sind die entsprechenden Daten wie folgt: $0,072^\circ\text{C/g} \times \text{min}$ bzw. $0,266 \text{ J/g} \times \text{min}$. Unter der Annahme, dass jede Bebrütungspause 15 min dauert und der Vogel den dabei entstehenden Wärmeverlust beim erneuten Bebrüten wieder aufbringen muss, wird dazu folgende Energiemenge benötigt:

$$(0,266 \text{ J/g} \times \text{min} \times 15 \text{ min}) \times 7,06 \text{ g} \times 5 \text{ (Eier)} = 140,85 \text{ J/Brutpause.}$$

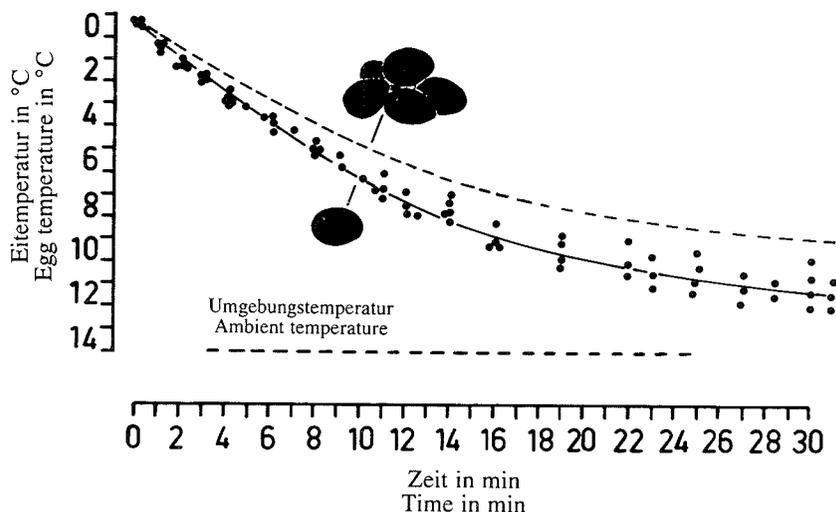


Abb. 1. Auskühlungsrate von unbebrüteten Amsel-Eiern. Punkte: Einzelwerte von 4 Eiern einzeln ausserhalb des Nestes bei einer Umgebungstemperatur (UT) von rund 24°C; Eianfangstemperatur 38°C. Die durchgezogene Linie gibt den mittleren Abkühlungsverlauf wieder. Zwischen 0–10 min liegt der Wert bei rund $0,096^{\circ}\text{C}/\text{g} \times \text{min}$. Die gestrichelte Linie markiert den Verlauf der Abkühlung für 5 Eier zusammen im Nest (kombiniert nach Daten von Pikula 1977). Mittelwert wie oben: $0,072^{\circ}\text{C}/\text{g} \times \text{min}$ (–25%). Bebrütete Eier kühlen natürlich viel langsamer aus. Daten darüber fehlen auch für andere Vogelarten aber völlig. – *Cooling rate of non-incubated (freshly laid) eggs of the Blackbird. Points: Values of 4 single eggs outside the nest at an ambient temperature of about +24°C and an incubating temperature of +38°C. The solid line represents mean cooling rate. Mean cooling rate within the first 10 min is $0,096^{\circ}\text{C}/\text{g} \times \text{min}$. The dashed line shows the course of cooling of 5 eggs lying together in a nest (same conditions as above, combined data according to Pikula 1977). Mean value in this case: $0,072^{\circ}\text{C}/\text{g} \times \text{min}$ (–25% compared to one egg outside the nest). Incubated eggs in the last phase of breeding period should of course cool more slowly. No data regarding this problem are available in the literature.*

Da der sich entwickelnde Embryo sich im Verlaufe der Bebrütung immer langsamer abkühlt und auch wieder mit viel energetischer Eigenleistung schneller aufwärmt (s. unten), dürfte dieser Wert einen Maximalwert darstellen, der mit der Bebrütung deutlich abnimmt. Entsprechende Untersuchungen liegen bisher nicht vor, werden aber z.Z. in unserem Institut durchgeführt (Werte zur Abkühlungstoleranz von Embryonen und Nestlingen der Amsel finden sich in Magrath 1988; für andere Arten z.B. Bergstrom 1989).

Wieviele Brutpausen das (alleine brütende) Amsel♀ im Mittel macht, ist offensichtlich ebenfalls nie untersucht worden (Stephan 1985, Glutz & Bauer 1988). Geht man von stündlich einer Brutpause und einem 12-h-Tag aus, summieren sich die Ausga-

ben auf rund 1690 J/Tag zu Bebrütungsbeginn. Da sowohl die Anzahl der Eier im Gelege als auch die Anzahl und Länge der Brutpausen sehr hoch gewählt worden ist, handelt es sich hierbei um einen Maximalwert. Für die nachfolgenden Berechnungen wird von einer durchschnittlichen Bebrütungszeit von 13–14 Tagen ausgegangen.

2.3. Der Einfluss des Embryonalstoffwechsels

Über Details dieser Stoffwechselbestimmung s. Op de Hipt & Prinzing (1992). Der wachsende Embryo setzt täglich grössere Energiemengen um. Die Zunahme ist exponentiell (Abb. 2). Im Minimum werden dabei rund 60% der umgesetzten Energie in Form von Wärme frei. Somit trägt das Ei im wachsenden Mass zu seiner eige-

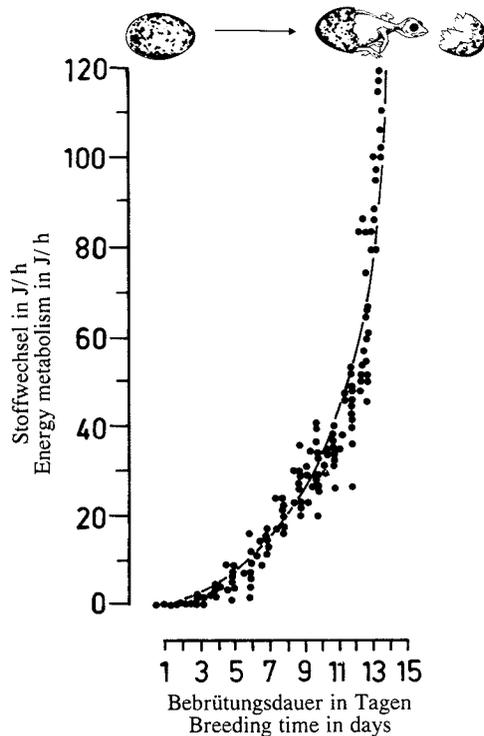


Abb. 2. Embryonaler Energieumsatz in Abhängigkeit zur Bebrütungsdauer bei der Amsel. Dargestellt sind Einzelwerte (Punkte) und der exponentielle Durchschnittsverlauf (durchgezogene Linie). – Energy consumption (in J/h) in embryos versus incubation time (in days) in the Blackbird, based on data of 73 eggs. The figure shows individual data (points = means of all measurements of the corresponding day). The continuous line represents the corresponding exponential increase for all eggs. The total energy requirement during embryonic development is 1030 J/g corresponding to 52.4 ml O₂/g. For details see Op de Hipt & Prinzinger (1992).

nen Bebrütung bei. Gegen Ende der Bebrütung erreicht dabei der massenspezifische Umsatz bereits Werte, die 50–60% derer des Altvogels ausmachen. Das gilt mehr oder weniger für alle Vogelarten (Rahn & Ar 1974, Vleck et al. 1979, 1980, Prinzinger 1989, 1990). Das bedeutet wiederum, dass der Embryo, vorausgesetzt er wäre ausreichend isoliert, die für die Bebrütung notwendige Energie in dieser Phase nahezu selbst liefern könnte. Altvogel und Nest

könnten somit als reine Isolatoren und Schutzlieferanten angesehen werden. Für die drei Tage vom 11.–14. Bebrütungstag beträgt der Energiebeitrag der Embryonen im Mittel etwa 80 J/h pro Ei. Bei 5 Eiern sind das 28,8 kJ Energiebeitrag des Embryonalstoffwechsels summiert über die drei letzten Bebrütungstage. In die Gesamt-Rechnung, die zum Schluss gegeben wird, ist nicht eingerechnet, wie hoch der jeweilige Sparbetrag vom 1. bis zum 11. Bebrütungstag ist. Die angegebenen Werte stellen also wiederum Minimalwerte dar.

U.a. Drent (1972) und Norton (1973) konnten ebenfalls zeigen, dass der Embryonalstoffwechsel im Maximum bis zu 100% des Gesamtenergieverbrauches liefern kann (bei *Larus argentatus* bzw. *Calidris* spp.).

Seymour (1992) konnte am Buschhuhn *Alectura lathami* sehr schön zeigen, welchen energetischen Effekt dieser Embryonalbeitrag zur Bebrütung tatsächlich liefert. Statt ihre Eier selbst auszubrüten, nutzen Buschhühner die Gärungswärme in selbsterrichteten Komposthaufen. Durch mikrobielle Zersetzung der Pflanzen wird die Bruttemperatur auf ziemlich genau +33°C eingeregelt. Der Stoffwechsel der Embryonen erhöht dann diesen Wert auf die normale Bruttemperatur aller Vögel, nämlich auf etwa 38°C. Die 5°C-Differenz liefert also das Ei selbst!

2.4. Der Energieumsatz des Altvogels

Alle Betrachtungen basieren auf den Daten der Abb. 3 und der oben dargestellten Parameter. Der Brutvogel soll im Bebrütungsfall im Nest, als Nichtbrüter unter sonst gleichen Bedingungen ruhig ausserhalb des Nestes sitzen. Den Nichtbrüter ebenfalls (allerdings ohne Eier) im Nest sitzen zu lassen, wie es häufig in anderen Arbeiten gemacht wird, ist von der biologischen Relevanz her weniger vernünftig. Es wird ein Tag-Nacht-Wechsel von 12:12h angenommen; der Tagesumsatz soll um rund 25% höher sein als nachts (Aschoff & Pohl 1970). Daraus folgt für eine Umgebungs-

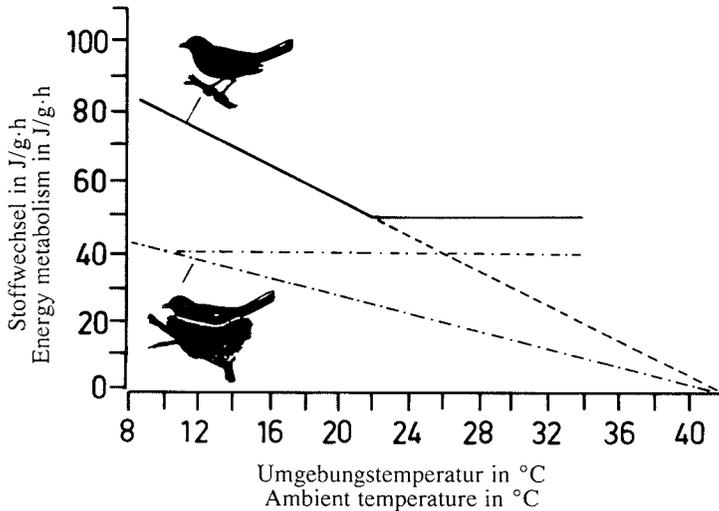


Abb. 3. Energieumsatz bei der Amsel in Abhängigkeit zur Umgebungstemperatur (durchgezogene Linien): Werte in der Hellphase von ruhig sitzenden Vögeln. Die gestrichelte Linie ist die Verlängerung der Abhängigkeit der Werte oberhalb der unteren kritischen Temperatur und schneidet die x-Achse etwa beim Wert der Körpertemperatur. Die obere kritische Temperatur wurde nicht bestimmt. Der Basalwert in der TNZ liegt bei rund $50 \text{ J/g}\times\text{h}$. Für eine im Nest ruhenden Vogel liegen die Werte um $40 \text{ J/g}\times\text{h}$. Die Strich-Punkt-Linie gibt die entsprechend veränderten Werte eines Vogels an, der im Nest sitzt und dadurch zusätzlich isoliert wird. Vgl. Text. – Energy turnover (M) of the Blackbird in relation to ambient temperature (T_a); daytime values of birds perching calmly outside the nest (solid line). The regressions are calculated using mean values of our own measurements (Rother 1987 and Prinzinger unpubl.) and expected values based on the regression equations of Aschoff & Pohl (1970), Prinzinger et al. (1986) and Aschoff (1981) to give the most general data base. The extrapolation of the regression M vs T_a below lower critical temperature (broken line) meets the x-axis (zero heat production) at the value of the body temperature. The upper critical temperature was not determined. Mean basal values in the thermal neutral zone (TNZ, horizontal lines) are about $50 \text{ J/g}\times\text{h}$. For a Blackbird sitting in the nest on its eggs the corresponding value is about $40 \text{ J/g}\times\text{h}$. The dot-dashed line represents the changed (lowered) metabolism and thermal conductance caused by the additional insulation of the nest.

temperatur von $18\text{--}20^\circ\text{C}$ eine Stoffwechselrate, wie sie für die beiden Bedingungen in Tab. 2 dargestellt ist.

Der stark verminderte Energieverlust durch die Isolation spart also einer brütenden Amsel rein theoretisch sehr viel Energie. Allerdings dürfte der Vogel kaum in der Lage sein, seinen Energieumsatz sehr wesentlich unterhalb der Werte des Basalumsatzes in der TNZ zu senken (tags $50 \text{ J/g}\times\text{h}$; nachts $40 \text{ J/g}\times\text{h}$). Nimmt man als mittleren (tags 40 und nachts 30) unteren möglichen Umsatz rund $35 \text{ J/g}\times\text{h}$ an, liegt der Gesamtumsatz der brütenden Amsel bei rund 58800 J . Die Energieersparnis pro Bebrütungstag beträgt danach $83160\text{--}58800 = 24360 \text{ J}$ (alle Werte pro Tag).

2.5. Energiekosten des Erwärmens des Nestes und der Eier nach Brutpausen

Die spezifische Wärmekapazität des Amselnestes hat einen Mittelwert $1,2 \text{ J/g}\times^\circ\text{C}$ (bei einer Umgebungstemperatur von $18\text{--}20^\circ\text{C}$ und einer Bebrütungstemperatur von 38°C ; mittlere Nestmasse 233 g). Geht man davon aus, dass sich das Nest während Brutpausen in der gleichen Geschwindigkeit auskühlt wie die Eier und etwa ein Drittel der Nestmasse (70 g) wieder die Bruttemperatur annehmen muss, ergeben sich pro Brutpause folgende Aufwärmwerte (Bebrütungspause 15 min , Abkühlung ca. 10°C , Aufheizwert: 840 J pro Brutpause): Da pro Tag 12 Brutpausen angenom-

Tab. 2. Stoffwechselrate von brütenden und nichtbrütenden Amseln bei einer Umgebungstemperatur von 18–20°C, basierend auf den Daten der Abb. 3. Siehe auch Text. Die rechte Spalte gibt an, wie hoch die Energiesumme pro Vogel und Tag ist. – *Energy consumption in incubating and non-incubating Blackbirds during day and night; all data are based on the values of fig. 3. The right column gives the sum of day and night (24h) per bird.*

Type – type	Tag / day J/g × h	Nacht / night J/g × h	Summe / sum 24 h J/d
brütend – incubating	30	24	45 360 ^a
	40	30	58 800 ^b
nicht brütend – non incubating	55	44	83 160 ^c

^a theoretischer Wert – *theoretical value*

^b realer Wert – *realistic value*

^c für die freisitzende Amsel wurde ein geringfügig erhöhter Wert angenommen: 55 statt 50 J/g × h – *as the bird is sitting outside the nest, the minimum value of 50 J/g × h – see figure – was increased to 55.*

men werden (s. oben) ergibt sich ein Gesamtwert von 10080 J pro Tag. Dieser Wert ist 6mal höher als die entsprechenden Aufwärmwerte für die Eier: Deren entsprechende Energiemenge liegt bei 140,85 J pro Brutpause oder 1690 J pro Bebrütungstag (s. oben).

2.6. Energie-Gesamtbilanz der Bebrütung, Schlussfolgerungen

Bezogen auf eine Bebrütungszeit von 14 Tagen ergibt sich aus den vorgenannten

Daten die in Tab. 3 dargestellte Gesamtbilanz.

Daraus folgt, dass der Energieumsatz einer brütenden Amsel bei +18 bis +20°C Umgebungstemperatur um rund 18% niedriger ist als bei einer nichtbrütenden. Weiterhin zeigt sich, dass bei niedrigeren Umgebungstemperaturen die Ersparnis sogar noch grösser wird (23%), was (bei selbst verdreifachten Kosten für die Aufwärmung der Eier und des Nestes) vor allem auf die grossen Energieeinsparungen durch die Nestisolation zurückzuführen ist. Dies steht im Gegensatz zur Aussage vieler anderer

Tab. 3. Gesamtbilanz der Energiekosten bei brütenden und nichtbrütenden Amseln über die Bebrütungszeit (14 Tage). Dargestellt sind Daten für +18–20°C (1. Zahl der Kolonne) und +8°C (2. Zahl). Alle Werte in kJ pro 14 Tage und auf eine Stelle hinterm Komma gerundet. – *Total energy requirements in incubating and non-incubating Blackbirds at different ambient temperatures (1. column +18–20°C, 2. column +8°C). All values are given in kJ/incubating time (14 days). Rewarming is calculated from incubating-breaks.*

Parameter parameter	Brüter incubating		Nichtbrüter non-incubating	
	+18–20°C	+8°C	+18–20°C	+8°C
Tagesumsatz – <i>day values</i>	470,4	493,3	646,8	999,6
Nachtumsatz – <i>night values</i>	352,8	411,6	517,4	752,6
Erwärmung der Eier – <i>rewarming of eggs</i>	23,7	75,0	–	–
Beitrag Embryonenstoffwechsel (letzte drei Tage) – <i>effect of embryo metabolism (last three days)</i>	–28,8	–28,8	–	–
Summe – <i>sum</i>	959,2	1351,7	1164,2	1752,2

Autoren, die diesen Aspekt ganz offensichtlich weniger beachtet haben.

Berücksichtigt man zusätzlich, dass eine nichtbrütende Amsel selten absolut ruhig sitzt, sondern herumfliegt und läuft, ist der Energiespareffekt noch wesentlich grösser. In der Regel kann man für diese Aktivitäten eine Verdopplung des Ruheumsatzes annehmen. Das würde bedeuten, dass die Unterschiede noch grösser würden. Auf jeden Fall ist die Bebrütung unter ökologisch relevanter Betrachtungsweise (zumindest) keine (grosse) energetische Belastung für den Vogel, sondern eher eine Phase der Erholung. Und dies gilt sicher nicht nur für die Amsel. Trotzdem gibt es natürlich Situationen, wo Vögel unter extrem tiefen oder hohen Umgebungstemperaturen brüten müssen und dabei höhere energetische Ausgaben fürs Aufheizen oder Kühlen benötigen.

3. Kommentierte Literaturübersicht

Biebach (1979, 1981, 1984) untersuchte den Star z.T. durch direkte Umsatzmessungen (Brüter) bzw. durch Schätzwerte (Nichtbrüter). Der Energieverbrauch von brütenden und freisitzenden, nichtbrütenden Staren ist im Bereich der Umgebungstemperatur von +22 bis +12°C gleich. Das bedeutet, dass hier die vom Gelege benötigte Wärmemenge als Nebenprodukt des normalen Erhaltungstoffwechsels anfällt und somit keinen zusätzlichen Energieverbrauch bewirkt. Zwischen der Umgebungstemperatur von +12 bis -10°C haben die auf sechs Eiern brütenden Stare einen um 25–30% höheren Stoffwechsel als nichtbrütende. Biebach zieht allerdings den bedeutenden Embryonalstoffwechsel der Eier (Embryonen z.T. abgetötet) nicht in seine Betrachtungen mit ein.

Mit den vorstehenden Daten von Biebach direkt vergleichbare Messungen wurden von Norton (1973) an Baird's Strandläufer *Calidris bairdii* durchgeführt. Allerdings ist die Zahl seiner Messungen sehr gering und z.T. widersprüchlich. Dennoch

sollen sich die Werte eines brütenden Vogels nicht vom Ruhestoffwechsel der Art unterscheiden; der energetische Aufwand für die Bebrütung wäre somit null.

Walsberg & King (1978a, 1978b) haben an Dachsamern *Zonotrichia leucophrys oriantha*, Rotschulterstärling *Agelaius phoeniceus* und Weidentyrann *Empidonax traillii* Untersuchungen durchgeführt. Ihre indirekte Methode liefert Ergebnisse, die auf modellhaften Überlegungen und Messungen über die Energiebilanz der untersuchten Arten und ihrer Nester basieren. Bei *Zonotrichia* liegt so der Energieumsatz eines brütenden Vogels um rund 15% unter dem Wert eines Vogels, der ausserhalb des Nestes unter sonst gleichen Bedingungen sitzt. Bei den beiden anderen Arten liegt die Reduktion bei 16–18%.

Mertens (1978, 1980) benutzte für seine mehr theoretischen Energieberechnungen ein Modell auf der Grundlage von Widerständen der beteiligten Parameter (Nistkastenwand, Nest, Ei, Brutfleck, Federn, Eier). Danach soll eine Kohlmeise, die auf 5 Eiern sitzt, einen beträchtlich (3fach) erhöhten Wärmefluss aufweisen. Für eine Kohlmeise, die auf 10 Eiern sitzt, soll sich der zusätzliche Energieaufwand auf über 50% des Basalumsatzes summieren. Biebach (1979) konnte zeigen, dass zumindest die für den Star vergleichsweise angegebenen Werte mit den angenommenen Prämissen nicht zutreffend sind.

Riddle & Braucher (1934) und Brisbin (1969) untersuchten Tauben auf der Basis von Futtermessungen. Der Umsatz brütender Vögel war deutlich erniedrigt. Jedoch fehlen ihren Daten ruhende Vögel als Vergleichsbasis. Allerdings nehmen brütende Lachtauben *Sireptopelia risoria* um 7–8% an Körpermasse zu, was nicht auf energetischen Stress schliessen lässt. Eine solche, z.T. beträchtliche Gewichtszunahme in der Bebrütungsphase zeigen selbst Neuntöter *Lanius collurio*, die in dieser Zeit unter Umständen schnell in Energiemangelsituationen (ausbleibende Insekten bei Regenperioden) geraten können (W. Stauber, mdl. Mtg.).

Nach der gleichen Methode kam El-Wailly (1966) bei Zebrafinken *Taeniopygia guttata* auf einen Anstieg des Energieverbrauches bei brütenden Vögeln um 0–34% bezogen auf die BMR (Basalstoffwechselrate). Vleck (1981) untersuchte durch direkte Stoffwechsellmessungen die gleiche Art und fand Erhöhungen um 20–30% im Vergleich zu einem «nichtbrütenden» Vogel, der auf dem Nest ohne Eier sitzt. Sicher hat dies jedoch kaum ökologische Relevanz. Walsberg (1983) rechnete deshalb die Daten unter anderen Prämissen (nicht-brütender Vogel ruhig ausserhalb des Nestes sitzend) nach und kam zu einem umgekehrten Schluss, dass nämlich der Umsatz um 3–21% geringer ist.

Ein bereits oben genanntes theoretisches Modell führte erstmals Kendeigh (1963) für seine Berechnungen an («Kendeigh-Formel»). Auch er geht davon aus, dass der mess- oder berechenbare erhöhte Wärmefluss beim Brüten direkt additiv zum BMR der brütenden Eltern gesehen werden muss (vgl. z.B. Haftorn 1978). Beim Hauszaunkönig *Troglodytes aedon* sei danach der Energieverbrauch brütender Exemplare um 40% erhöht. Nach der gleichen Methode erhielt Hubbard (1978) für die Dachsammer *Zonotrichia leucophrys* eine Erhöhung um 30%. Allerdings ist der gesamte Berechnungsmodus umstritten und liefert je nach verwendeten Grundlagen z.T. sehr widersprüchliche Ergebnisse (vgl. dazu z.B. King 1973, Walsberg & King 1978a, b; s. oben), was hier im Detail aber nicht diskutiert werden soll.

Gessaman & Findell (1979) bestimmten bei 3 brütenden Buntfalken *Falco sparverius* über die Kohlendioxidproduktion den Energieverbrauch. 2 Exemplare, die für repräsentativ angesehen wurden, zeigten keinen erhöhten Umsatz im Vergleich zum Nichtbrüter.

Bei der Waldohreule errechnete Wiandts (1984) eine Erhöhung der Kosten um 25% oberhalb der Basalstoffwechselrate (BMR). Er berücksichtigt zwar den Beitrag der Embryonen und die Aufheizkosten bei seiner Berechnung, aber nicht z.B. die ver-

besserte Isolation des Altvogels durch das Nest.

Drent (1972) fand bei der Silbermöwe durch die Kombination verschiedener Methoden eine Erhöhung des Umsatzes um rund 25%, wobei er auch den Beitrag des Embryos mit berücksichtigte.

Haftorn (1978) untersuchte das Wintergoldhähnchen. Pro Tag hat das Goldhähnchen einen berechenbaren Produktionsumsatz von 4kcal bei +16°C. Der Bebrütungsbedarf der Eier liegt unter diesen Bedingungen bei rund 2,8kcal, wäre also sehr hoch.

Bei der Blaumeise kamen Haftorn & Reinertsen (1985) auf einen Anstieg von ca. 20–30% (unterhalb von +15°C). Da uns für diese Vogelart eigene Messungen zum Embryonalstoffwechsel vorliegen (Schmidt 1990), gehe ich auf diese Arbeit näher ein: Aus den Darlegungen der beiden Autoren resultiert, dass der Embryonalstoffwechsel der letzten drei Bebrütungstage maximal 10% des Adultstoffwechsels erreicht. Ihre und unsere Daten entsprechen sich (19,7 bzw. 21,8ml O₂/g×h) beim Embryonalstoffwechsel. Im Mittel aller bisher bekannt gewordenen Messungen müsste allerdings der Embryonalstoffwechsel in dieser Phase mindestens 20, im Maximum bis 50% des Adultstoffwechsels ausmachen (Bezzel & Prinzinger 1990). Also muss der angenommene Stoffwechselanteil der Altvögel bei Haftorn & Reinertsen (1985) zu hoch liegen. Der angegebene niedrige Embryonalstoffwechselanteil ist so auch (nach den Daten der Abb.) nur bei sehr niedrigen Umgebungstemperaturen gültig. Im Bereich der Thermoneutralzone trägt der Embryo mindestens ein Drittel zum gesamten Stoffwechselumsatz bei. Allerdings liegen die von Haftorn & Reinertsen (1985) angegebenen Ruhewerte des Adultumsatzes in der Thermoneutralzone (rund 6ml O₂/g×h) um beinahe 80% über den Erwartungswerten von rund 3,3ml O₂/g×h. Die Autoren unterschätzen also den Embryonalstoffwechsel und überschätzen den Adultstoffwechsel, was eventuell ein experimenteller Effekt

sein könnte. Ungeklärt bleibt in der Arbeit auch, warum die (eine!) untersuchte Blaumeise die ganze Nacht auf ihren Eiern steht und nicht richtig brütet. Man könnte durchaus auf den Gedanken kommen, es sei ihr direkt auf den Eiern zu warm, da die «Stehphase» jeweils nach einem starken Anstieg der Gesamtwärmeproduktion (Pfeil in Abb. 3 ihrer Arbeit) beginnt. Dieser ist mit grosser Wahrscheinlichkeit embryonal bedingt, da in der Regel mit zunehmender Aufheizung des Geleges der Stoffwechsel des Altvogels ja abnehmen müsste, da der Wärmeverlust immer stärker absinkt. Als Brutphase nehmen die beiden Autoren zudem nur die kurze Phase der Eiaufwärmung nach der letzten Brutpause in die Kalkulation auf, was sicher zu erhöhten Werten führen muss. Deutlich ist so zu erkennen, dass man je nach Betrachtung hier zu ganz anderen Aussagen kommen kann.

Gabrielsen & Unander (1987) untersuchten Moor- und Alpenschneehühner (*Lagopus l. lagopus* und *Lagopus mutus hyperboreus*) über direkte Stoffwechsellmessungen (Kohlendioxidstoffwechsel). Der Stoffwechselbedarf lag um 15–25% über dem BMR nichtbrütender Vögel. Gemessen an frei herumlaufenden Schneehühnern war der Brutwert allerdings um 45–55% erniedrigt. Das ♀ nimmt durch geringere Futteraufnahme bei der Bebrütung an Gewicht ab.

Moreno et al. (1991) untersuchten mit doppelt markiertem Wasser die Energiekosten beim Halsbandfliegenschnäpper. Danach ist der Umsatz bei brütenden Vögeln um das 3,3-fache im Vergleich zum BMR erhöht. Die Brut soll sogar soviel Energie kosten, wie die letzte Phase der Nestlingszeit («... incubation is energetically costly ... with metabolic levels similar to the late stage of nestling care»). Allerdings nehmen die ♀ der Halsbandfliegenschnäpper beim Brüten an Gewicht zu, bei der Jungenaufzucht jedoch an Gewicht sehr rapide ab. Die Autoren bleiben eine Diskussion dieses Widerspruches ebenso schuldig wie eine kritische Betrachtung der angewandten Methodik, die wohl ursächlich für dieses

Ergebnis sein dürfte. Zu einem ähnlichen Ergebnis (mit derselben Methodik) kommen Moreno & Carlson (1989) am Trauerfliegenschnäpper.

Brown (1988) kommt bei verschiedenen höhlenbrütenden Sturmtauchern (Weisskinn-Sturmvogel *Procellaria aequinoctialis*, Langflügel-Sturmvogel *Pterodroma macroptera*, Kerguelen-Sturmvogel *Lugensa* – heisst eigentlich *Pterodroma* – *brevirostris*, Blausturmvogel *Halobaena caerulea*) durch direkte Umsatzbestimmungen zu entgegengesetzten Daten. Der Energieverbrauch liegt bei diesen Arten während der Bebrütung der Eier unter dem BMR. Er diskutiert auch ausführlich den grossen Beitrag der Embryonen zu ihrer eigenen Wärmeversorgung. Bei anderen Arten sind die Verhältnisse sehr ähnlich: Für den Wanderalbatros *Diomedea exulans* fanden Brown & Adams (1984) Werte von 1,38 BMR; sie führen die Erhöhung aber auf die experimentelle Situation zurück. Grant & Whittow (1983) untersuchten über den Gasstoffwechsel den Energieumsatz vom Laysanalbatros *Diomedea immutabilis* und Bonin-Sturmvogel *Pterodroma hypoleuca*. Der Albatros zeigt so gut wie keine Änderung im Umsatz; beim Sturmtaucher lagen die Werte deutlich um 18% niedriger. Ricklefs et al. (1986) fanden über doppelt markiertes Wasser beim Wellenläufer *Oceanodroma leucorhoa* sogar Werte, die um 30% unter vergleichbaren Nichtbrutbedingungen lagen. Alle Röhrennasen haben allerdings niedrige Bebrütungstemperaturen (Prinzing et al. 1991), was sicher den Umsatz senkt.

Weathers (1985) fand beim Kanarienvogel *Serinus canaria* im Vergleich von brütendem Vogel gegen einen im Freien ruhig sitzenden in der Thermoneutralzone kaum einen Unterschied im Umsatz. Unterhalb der kritischen Temperatur (sie lag beim brütenden um 1,5 bis 4,5°C höher) verbrauchte der Brütende aber mehr Energie (direkte Gasstoffwechsellmessungen). Allerdings braucht es keine grosse Mühe, um aus den sehr wenigen Originaldaten (2 ♀) auch zu anderen Interpretationen zu kom-

men. Sein ♀ Nr. 48 hat so in der TNZ auf zwei Eiern brütend einen wesentlich niedrigeren Stoffwechsel als frei sitzend. Beim ♀ Nr. 37 liegt nur ein Brutwert von zwölfen insgesamt signifikant über den anderen.

Brown (1984) untersuchte den Goldschopfpinguin *Eudyptes chrysolophus* und den Felsenpinguin *E. chrysocome*. Der Energieumsatz brütender Pinguine war dabei signifikant niedriger als der Basalstoffwechsel. Er widerspricht damit deutlich der Auffassung von Carrick (1972), der beim Königspinguin *Aptenodytes patagonicus* vom 1,5 bis 1,9fachen des BMR ausgeht. Croxall (1982) ermittelte bei einer zusammenfassenden Schau (Literaturdaten), die auf Massenverlusten beruhten, die wiederum in Energiedaten umgerechnet wurden, bei Sturmvögeln und Pinguinen Werte, die für brütende Vögel etwa 1,3–1,4mal den BMR erreichten.

Bei der Rauchschnalbe kann man während der Brut keine Gewichtsabnahme feststellen (Jones 1987), obwohl nur ein Partner brütet und selbst Nahrung suchen muss. Jones sieht daher keinen erhöhten Energiebedarf durch die Brut. Dies widerspricht wiederum den Untersuchungen von Westerterp & Bryant (1984): Für Rauch-, Mehl- und Uferschnalbe vermuten sie aufgrund von Untersuchungen über doppelt markiertes Wasser höhere Brutkosten.

Einen höheren Energieaufwand errechnet auch Heiniger (1991) für den Schneefink. Für eine Umgebungstemperatur von +3°C muss das ♀ rund 49% des BMR («Grundumsatz») für die Bebrütung einsetzen. Obwohl der Schneefink mit +30,8°C wohl die niedrigste Bebrütungstemperatur aller Singvögel hat, kostet die Wiederaufwärmung des Geleges durch das ♀, das alleine brütet und deshalb auch alleine Futter suchen muss, nach jeder Brutpause sehr viel Energie. Die Zahl und Dauer der Pausen ist dabei extrem hoch (inkl. sehr niedrige Umgebungstemperatur!): Sie nehmen von 25% (bis 3h) bis 50% (8h) der Hellzeit pro Tag in Anspruch.

Zusammenfassung, Summary

Ziel der Arbeit war, festzustellen, wie hoch der Energieaufwand der Bebrütung bei der Amsel *Turdus merula* ist. Dazu wurden die folgenden bebrütungsrelevanten Parameter bestimmt:

Die Wärmekapazität eines trockenen Amselnestes ($n = 9$) liegt zwischen 1,09–1,30 $J/g \times ^\circ C$. Die Wärmedämmung beträgt 4,35 $J/cm^2 \times h \times ^\circ C$. Der Wärmedurchgang liegt bei 0,70 $J/cm^2 \times h \times ^\circ C$.

Die Eier haben eine spezifische Wärmekapazität von 3,66–3,75 $J/g \times ^\circ C$. Ihre Auskühlrate bei 22°C beträgt 0,353 $J/g \times min$ bezogen auf das ungeschützte Einzelei (7,06g; $n = 73$) oder 0,096 $^\circ C/g \times min$; 5 Eier kühlen zusammen im Nest mit einer Rate von 0,266 $J/g \times min$ (0,072 $^\circ C/g \times min$) aus.

Die Amselembryonen steigern ihren Eigenumsatz und damit ihre Eigenwärmeproduktion exponentiell. Gegen Ende der Bebrütung sind sie theoretisch in der Lage, die eigene Bebrütungswärme zu liefern, wenn der Altvogel und das Nest die nötige Isolation bieten.

Die Altvögel haben in der Thermoneutralzone einen mittleren Ruheumsatz von rund 50 $J/g \times h$. Die verbesserte Isolation durch das Nest reduziert diesen Wert auf rund 40 $J/g \times h$ bei einer brütenden Amsel. Die Wärmedurchgangszahl des Vogels wird von 1,87 auf 0,92 $J/cm^2 \times h \times ^\circ C$ reduziert, die untere kritische Umgebungstemperatur von rund +22°C auf +10°C verschoben.

Pro Bebrütungspause (15min. Umgebungstemperatur +18–20°C) muss die Amsel rund 0,84 kJ zum Aufwärmen des Nestes und 0,141 kJ zum Aufwärmen eines 5er-Geleges (ohne Berücksichtigung des Embryonalstoffwechsels) aufwenden.

Bezogen auf die gesamte Bebrütungszeit ist allerdings die Energieersparnis (18% bei Umgebungstemperatur +18–20°C) durch die verbesserte Isolation (Nest) und die verringerte Aktivität um ein Vielfaches höher als die Bebrütungskosten. Dies gilt insbesondere auch für niedrigere Umgebungstemperaturen (23% bei +8°C).

Unter ökologisch relevanter Betrachtung ist die Bebrütungsphase bei der Amsel im Gegensatz zu den übrigen Phasen der Fortpflanzungsperiode eine Zeit der energetischen Erholung.

Die vorhandene, sehr widersprüchliche Literatur zu diesem Thema wird kritisch diskutiert.

Energy costs of incubation in the Blackbird *Turdus merula*

The following parameters of the energy cost of incubation in the Blackbird *Turdus merula* were determined: specific heat and heat conductivity of nests and eggs, nest-insulation, embryogeny of energy metabolism and its contribution to incubation cost as well as energy metabolism vs ambient temperature in adult birds. The literature in this field is very contradictory. Methods and results of other authors are discussed critically in this paper.

Specific heat of dry Blackbird nests ($n = 9$) is between $1.09\text{--}1.30 \text{ J/g}\times^{\circ}\text{C}$ (mean value 1.2). Insulation is $4.35 \text{ J/cm}^2\times\text{h}\times^{\circ}\text{C}$ and thermal conductance is $0.70 \text{ J/cm}^2\times\text{h}\times^{\circ}\text{C}$.

Specific heat of eggs varies from 3.66 to $3.75 \text{ J/g}\times^{\circ}\text{C}$ (mean value 3.7). At $+22^{\circ}\text{C}$ ambient temperature a single egg (mean mass 7.06; $n = 73$) outside the nest cools at a rate of $0.353 \text{ J/g}\times\text{min}$ or $0.096^{\circ}\text{C/g}\times\text{min}$. Cooling rate of 5 eggs together in a natural dry nest is $0.266 \text{ J/g}\times\text{min}$ or $0.072^{\circ}\text{C/g}\times\text{min}$.

Embryonic heat production (for details see Op de Hipt & Prinzing 1992) increases exponentially with incubation time. At the end of incubation, the embryo contribution toward the total energy demand for incubation theoretically reaches nearly 100%. Hence the adult bird and nest only have to provide insulation and protection against weather (rain, wind etc.) but nearly no energy to keep the eggs warm.

In the range of thermoneutrality (TNZ) mean resting metabolic rate of adult birds is about $50 \text{ J/g}\times\text{h}$. Greatly improved insulation by the nest lowers this value to about $40 \text{ J/g}\times\text{h}$. By the same effect thermal conductance is reduced from 1.87 to $0.96 \text{ J/cm}^2\times\text{h}\times^{\circ}\text{C}$ and the lower critical ambient temperature falls from $+22$ to $+10^{\circ}\text{C}$.

To rewarm nest and five eggs (ambient temperature $+18\text{--}20^{\circ}\text{C}$) after incubation pauses (15 min) the Blackbird needs 0.84 kJ (eggs) and 0.141 kJ (nest), respectively. At an ambient temperature of $+8^{\circ}\text{C}$ the corresponding values are 2.38 kJ and 0.446 kJ (embryonic heat production not included – in this case the values would be lower).

Considering total incubation time (14 days, twelve 15-min incubating pauses per day) and including the embryonic heat production, the Blackbird saves more energy (18% at $+18\text{--}22^{\circ}\text{C}$) by reduced heat loss and low activity level than it spends for additional heat to rewarm and keep warm eggs and nest. This is also valid for lower ambient temperatures (23% at $+8^{\circ}\text{C}$).

The contribution of embryonic heat production to the energetic incubation costs is considerable and should not be underestimated.

From an ecological viewpoint (incubating bird compared with a normal resting bird outside the nest) the incubating period is not a phase of high additional energy demand. On the contrary it may be a phase of energetic restoration. Therefore many birds actually increase their body mass during this breeding period.

Literatur

- ANKNEY, C.D. & A.D. AFTON (1988): Bioenergetics of breeding northern shovellers: diet, nutrient reserves, clutch size, and incubation. *Condor* 90: 459–472.
- ASCHOFF, J. (1981): Thermal conductance in mammals and birds. Its dependence on body size and circadian phase. *Comp. Biochem. Physiol.* 69A: 611–616.
- ASCHOFF, J. & H. POHL (1970): Der Ruheumsatz von Vögeln als Funktion der Tageszeit und der Körpergrösse. *J. Orn.* 111: 38–47.
- BEZZEL, E. & R. PRINZINGER (1990): Ornithologie. Ulmer, Stuttgart.
- BIEBACH, H. (1979): Energetik des Brütens beim Star (*Sturnus vulgaris*). *J. Orn.* 120: 121–138. – (1981): Energetic costs of incubation on different clutch sizes in starlings (*Sturnus vulgaris*). *Ardea* 69: 141–142. – (1984): Effect of clutch size and time of day on the energy expenditure of incubating starlings (*Sturnus vulgaris*). *Physiol. Zool.* 57: 26–31.
- BRISBIN, I.L. (1969): Bioenergetic of the breeding cycle of the ring dove. *Auk* 86: 54–74.
- BROWN, C.R. (1984): Resting metabolic rate and energy cost of incubation in Macaroni Penguins (*Eudyptes chrysolophus*) and Rockhopper Penguins (*E. chrysocome*). *Comp. Biochem. Physiol.* 77A: 345–350. – (1988): Energy expenditure during incubation in four species of sub-arctic burrowing petrels. *Ostrich* 59: 67–70.
- BROWN, CH. R. & N.J. ADAMS (1984): Basal metabolic rate and energy expenditure during incubation in the Wandering Albatros (*Diomedea exulans*). *Condor* 86: 182–186.
- BROWN, CH. R. & R. CARRICK (1972): Population ecology of the black-backed magpie, royal penguin and silver gull. Population Ecology of migratory birds: a symposium. US Dept. Int. Wildl. Res. Report 2: 41–99.
- COLEMAN, R.M. & R.D. WHITTALL (1988): Clutch size and the cost of incubation in the Bengalese finch (*Lonchura striata* var. *domestica*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 23: 367–372.
- CROXALL, J.P. (1982): Energy costs of incubation and moult in petrels and penguins. *J. Anim. Ecol.* 51: 177–194.
- DRENT, R. (1970): Functional aspects of incubation in the Herring Gull. *Behaviour Suppl.* 17: 1–132. – (1972): Adaptive aspects of the physiology of incubation. *Proc. V Int. Orn. Congr.* 1970: 255–280. – (1973): The Natural History of Incubation. In: D.S. FARNER (Hrsg.): *Breeding Biology of Birds*. Nat. Acad. Sci., Washington, D.C.: 262–322.
- DRENT, R., K. POSTUMA & T. JOUSTRA (1970): The effect of egg temperature on incubation behaviour in the Herring Gull. *Behaviour Suppl.* 17: 237–261.
- EL-WAILLY, A.J. (1966): Energy requirements of egg laying and incubation in the zebra finch, *Taeniopygia castanotis*. *Condor* 68: 582–594.
- GABRIELSEN G.W. & S. UNANDER (1987): Energy costs during incubation in Svalbard and Willow Ptarmigan hens. *Polar Research* 5: 59–69.
- GESSAMAN, J.A. & P.R. FINDELL (1979): Energy cost of incubation in the American Kestrel. *Comp. Biochem. Physiol.* 63A: 57–62.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U.N. (1987): Verbreitung,

- Siedlungsdichte und Brutbiologie der Vögel des Urserentales, insbesondere der Lorbeerweiden-Gesellschaft zwischen Realp und Hospental. *Orn. Beob.* 84: 249–274.
- GLUTZ VON BLOTZHEIM, U.N. & K.M. BAUER (1988): *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*, Bd. 11 (838–928). Aula, Wiesbaden.
- GRANT, G.S. (1985): Energy cost of incubation to the parent seabird. In: G.C. WHITTOU & H. RAHN (Hrsg.): *Seabird energetics*. Plenum Publ. Corp.: 59–71.
- GRANT, G.S. & G.C. WHITTOU (1983): Metabolic cost of incubation in the Laysan Albatross and Bonin Petrel. *Comp. Biochem. Physiol.* 74A(1): 77–82.
- GUSTAFSSON, L. & W.J. SUTHERLAND (1988): The costs of reproduction in the collared flycatcher *Ficedula albicollis*. *Nature* 335: 813–817.
- HAFTORN, S. (1978): Energetics of incubation by the Goldcrest *Regulus regulus* in relation to ambient air temperatures and the geographical distribution of the species. *Ornis Scand.* 9: 22–30. – (1979): Incubation and regulation of egg temperature in the Willow Tit *Parus montanus*. *Ornis Scand.* 10: 220–234.
- HAFTORN, S. & R.R. REINERTSEN (1985): The effect of temperature and clutch size on the energetic cost of incubation in free-living Blue Tit (*Parus caeruleus*). *Auk* 102(3): 470–478.
- HEINIGER, PH. H. (1991): Anpassungsstrategien des Schneefinken *Montifringilla nivalis* an die extremen Umweltbedingungen des Hochgebirges. *Orn. Beob.* 88: 193–207.
- HUBBARD, J.D. (1978): *Breeding Biology and Reproductive Energetics of Mountain White-Crowned Sparrows in Colorado*. Ph.D. Dissertation, Univ. of Colorado. Boulder.
- HUGGINS, R.A. (1941): Egg temperatures of wild birds under natural conditions. *Ecology* 22: 148–157.
- JONES, G. (1987): Time and energy constraints during incubation in free-living swallows (*Hirundo rustica*): an experimental study using precision electronic balances. *J. Anim. Ecol.* 56: 229–245.
- KENDEIGH, S.CH. (1961): Energy of birds conserved by roosting in cavities. *Wilson Bull.* 73: 140–147. – (1963): Thermodynamics of Incubation in the House Wren, *Troglodytes aedon*. *Proc. XIII Intern. Orn. Congr.* 1962: 884–904.
- KOCH, A. & L. STEINKE (1944): Temperatur- und Feuchtigkeitsmessungen im Brutnest von Gänsen, Puten und Hühnern. *Beitr. FortPflBiol. Vögel* 20: 41–45.
- MAGRATH, R.D. (1988): Cold tolerance of european blackbird embryos and nestlings. *Condor* 90: 958–959.
- MEIJERS, T., D. MASMAN & S. DAAN (1989): Energetics of reproduction in female kestrels. *Auk* 106: 549–559.
- MERTENS, J.A.L. (1977): The energy requirements for incubation in Great Tits, *Parus major* L. *Ardea* 65: 184–196. – (1980): The energy requirements for incubation in Great Tits and other bird species. *Ardea* 68: 185–192.
- MORENO, J. (1989a): Variation in daily energy expenditure in nesting northern Wheatears (*Oenanthe oenanthe*). *Auk* 106: 18–25. – (1989b): Energy constraints on uniparental incubation in the Wheatear *Oenanthe oenanthe* (L.). *Ardea* 77: 107–115.
- MORENO, J. & A. CARLSON (1989): Clutch size and the costs of incubation in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ornis Scand.* 20: 123–128.
- MORENO, J., L. GUSTAFSSON, A. CARLSON & T. PÄRT (1991): The cost of incubation in relation to clutch-size in the Collared Flycatcher *Ficedula albicollis*. *Ibis* 133: 186–193.
- NORTON, D.W. (1973): *Ecological energetics of Callidrine Sandpipers breeding in Northern Alaska*. *Diss. Abstr. Int. B.* 34: 2267–2268.
- OP DE HIPT, E. & R. PRINZINGER (1992): Embryogenese des Energiestoffwechsels bei der Amsel *Turdus merula*. *J. Orn.* 133: 82–86.
- PALMGREN, M. & P. PALMGREN (1939): Über die Wärmeisoliierungskapazität verschiedener Kleinvogelneester. *Ornis Fenn.* 16: 1–6.
- PIKULA, J. (1977): Die Thermostabilität der Eier hemisynanthroper Populationen *Turdus merula* und *Turdus philomelos*. *Folia Zool.* 26(4): 363–376. – (1978): Thermostatic capacity of nests, body temperature, and thermoregulation in the young of hemisynanthropic populations of *Turdus merula*, *Turdus philomelos*, and *Sylvia curruca*. *Folia Zool.* 27(4): 337–348.
- PRINZINGER, R. (1989): The energy costs of life stages in Birds. In: W. WIESER & E. GNAIGER (Hrsg.): *Energy transformation in Cells and Organisms*. Thieme, Stuttgart, 123–129. – (1990a): Die Lebensstadien und ihre physiologische Zeit bei Vögeln – eine allometrische Betrachtung. *J. Orn.* 131: 47–61. – (1990b): Temperaturregulation bei Vögeln. I. Thermoregulatorische Verhaltensweisen. *Luscinia* 46: 255–302. – (1991): Temperaturregulation bei Vögeln. II. Morphologische Mechanismen. *Luscinia* 47: 11–55.
- PRINZINGER, R. & I. LÜBBEN & S. JACKEL (1986): Vergleichende Untersuchungen zum Energiestoffwechsel bei Kolibris und Nektarvögeln. *J. Orn.* 127: 303–313.
- PRINZINGER, R., I. LÜBBEN & K.-L. SCHUCHMANN (1989): Energy metabolism and body temperature in 13 sunbird species (Nectariniidae). *Comp. Biochem. Physiol.* 92A: 393–402.
- PRINZINGER, R., A. PRESSMAR & E. SCHLEUCHER (1991): Body temperature in birds. *Comp. Biochem. Physiol.* 99A: 499–506.
- RAHN, H. & A. AR (1974): The avian egg: Incubation time and water loss. *Condor* 76: 147–152.
- RICKLEFS, R.E. (1974): Energetics of reproduction in birds. In: R.A. PAYNTER (Hrsg.): *Avian energetics*. *Nuttall Orn. Cl. Publ.* 15: 152–292. Cambridge, Mass.
- RIDDLE, O. & P.F. BRANCHER (1934): *Studies on*

- the physiology of reproduction in birds. XXXIII. Body size changes in doves and pigeons incident to stages of the reproductive cycle. *Am. J. Physiol.* 107: 343–347.
- ROTHER, ST. (1987): Entwicklung der Thermoregulation und des Stoffwechsels bei der Amsel (*Turdus merula*). Dipl.Arb. Univ. Frankfurt.
- SCHMIDT, M. (1990): Die Embryogenese des Stoffwechsels bei Kohl- und Blaumeise (*Parus major* L. und *Parus caeruleus* L.). Dipl.Arb. Univ. Frankfurt.
- SEYMOUR, R. S. (1992): Der natürliche Brutschrank des Buschhuhns. *Spektrum d. Wiss.* 2/1992: 60–67.
- SKOWRON, C. & M. KERN (1980): The insulation in nests of selected north american songbirds. *Auk* 97: 816–824.
- STEPHAN, B. (1985): Die Amsel. Neue Brehm-Bücherei Bd. 95. Ziemsen Verlag, Wittenberg.
- TOIEN, O., A. AULIE & J. B. STEEN (1986): Thermoregulatory responses to egg cooling in incubating Bantam hens. *J. Comp. Physiol.* 156B: 303–307.
- VLECK, C. M. (1981): Energetic cost of incubation in the zebra finch. *Condor* 83: 229–237.
- VLECK, C. M., D. VLECK & D. F. HOYT (1980): Patterns of metabolism and growth in avian embryos. *Amer. Zool.* 20: 405–416.
- VLECK, C. M., D. F. HOYT & D. VLECK (1979): Metabolism of avian embryos: patterns in altricial and precocial birds. *Physiol. Zool.* 52: 363–377.
- WALSBERG, G. E. (1983) Avian ecological energetics. In: D. S. FARNER, J. R. KING & K. C. PARKES (Hrsg.): *Avian Biology* Bd. VII: 161–220. Academic Press, N. Y., London.
- WALSBERG, G. E. & J. R. KING (1978a): The energetic consequences of incubation for two passerine species. *Auk* 95: 644–655. – (1978b): The heat budget of incubating Mountain White-crowned Sparrows (*Zonotrichia leucophrys oriantha*) in Oregon. *Physiol. Zool.* 51: 92–103.
- WEATHERS, W. W. (1985): Energy cost of incubation in the canary. *Comp. Biochem. Physiol.* 81A: 411–413.
- WEBB, D. R. (1987): Thermal tolerance of avian embryos: a review. *Condor* 89: 874–898.
- WESTERTERP, K. R. & D. M. BRYANT (1984): Energetics of free existence in swallows and martins (Hirundinidae) during breeding: a comparative study using doubly labelled water. *Oecologia* 62: 376–381.
- WIJANDTS, H. (1983): Ecological Energetics of the Long-eared Owl (*Asio otus*). Diss. Univ. Groningen.

Manuskript eingegangen 6. Dezember 1991

Bereinigte Fassung 10. Februar 1992

Prof. Dr. Roland Prinzing, AK Stoffwechselphysiologie, Universität Frankfurt, Siesmayerstrasse 70, DW-6000 Frankfurt/Main 1

Schriftenschau

SALATHÉ, T. (Hrsg.) (1991): **Conserving Migratory Birds**. ICBP Technical Publication No. 12, International Council for Bird Preservation (ICBP), Cambridge, 393 S., 68 Abb., £ 19.50. – Bereits 1922 war es der Zugvogelschutz, welcher die hauptsächliche Triebfeder zur Gründung der ersten internationalen Naturschutzorganisation, des Internationalen Rates für Vogelschutz (ICBP), darstellte. Um so mehr erstaunt, dass es zwar eine Vielzahl von aktuellen Werken über die wissenschaftliche Erforschung des Vogelzuges gibt, aber bisher kein umfassendes

Buch über den Schutz der Zugvögel. Diese Lücke hat der Basler Zoologe Tobias Salathé, bis im November 1991 Zugvogelkoordinator beim ICBP, als Herausgeber von «Conserving Migratory Birds» jetzt geschlossen.

Das Werk stellt Band 12 der «Technical Publications» des ICBP dar. Diese haben sich im vergangenen Jahrzehnt seit dem ersten Band von 1980 zur umfassendsten und fundiertesten Buchreihe über weltweite Natur- und Vogelschutzfragen entwickelt. Wie bei acht der vorangegangenen Bände handelt es sich bei «Conserving Migratory Birds» um Proceedings, und zwar des Zugvogelsymposiums anlässlich der Konferenz der Europäischen Sektion des ICBP in Adana/Türkei vom Mai 1989. Der Her-