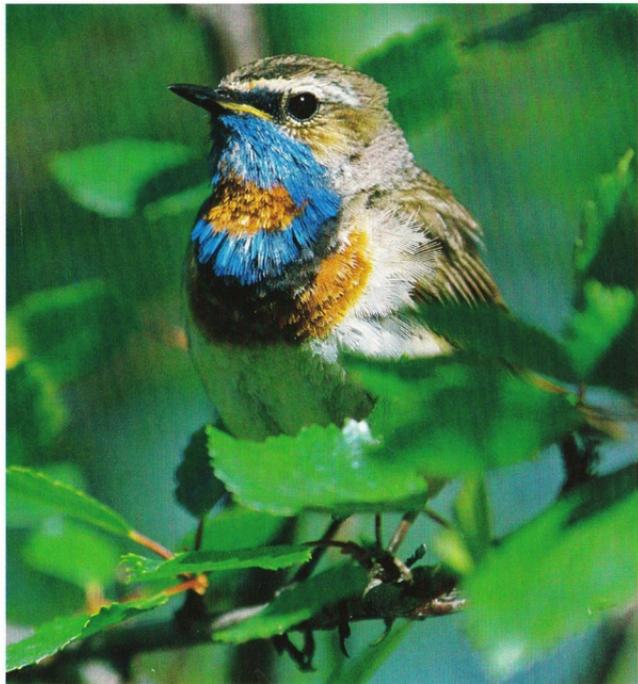


# Luscinia



Ornithologische Zeitschrift  
der Vogelkundlichen Beobachtungsstation Untermain e.V.

Band 47 Heft 5/6 1993

LUSCINIA 47 Heft 5/6 Seite 255-279 Frankfurt/M 1993

## Zum Vogel des Jahres 1992: Wieviel Nahrung(senergie) braucht das Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*) im Jahresverlauf

von Roland PRINZINGER

Farbabbildungen gezeichnet in Aquarell von Frau Ellen Mostafawy

**Investigations in the bird of the year 1992:  
The food energy consumption of the Robin  
(*Erithacus rubecula*) throughout the year.**

### Zusammenfassung

In der Arbeit wird versucht, eine Jahresperiodik des Energieverbrauchs und des daraus resultierenden Nahrungsbedarfes beim Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*), dem Vogel des Jahres 1992, zu bestimmen.

- Die Energiekosten der Fortpflanzung (1 Brutzyklus) betragen bezogen auf 3-4 flügge Jungvögel insgesamt etwa 3500 kJ (inkl. Eiproduktion, Bebrütung, Führungszeit usw.; Tab. 1). Dieser Aufwand ist der größte innerhalb der übrigen dargestellten energetischen Anforderungen. Der Grundumsatz (normal rund 24 kJ pro Tag) ist in dieser Fortpflanzungszeit in etwa um den Faktor 3 erhöht.

- Die Mauserkosten sind für den Vogel wie folgt: Teilmauser 276 kJ; Vollmauser 460 kJ. Diese Werte bedingen eine Erhöhung des Grundumsatzes um etwa 20-22 %.

- Pro km betragen die Zugkosten (Flug) etwa 0,3 kJ/Vogel. Bei einer Zugstrecke von 1500 km (z.B. Zugstrecke Schweiz-Südböhmen) wird der Energieinhalt von etwa 12 g Fett benötigt. Sofern in einer Nacht keine extrem langen Strecken zurückgelegt werden, ist der Zug für diese Art keine große energetische Belastung.

- Pro g Nahrung kann das Rotkehlchen bei rein animalischer Nahrung etwa 2-3 kJ Energie effektiv gewinnen.

- Im ersten Lebensjahr (Geburtsjahr) beträgt der Gesamtenergiebedarf etwa 12500 kJ/Vogel und im 2. Lebensjahr bei 2 Brutzyklen etwa 25500 kJ.

- Diese Werte entsprechen einem Nahrungsverbrauch von etwa 4-5 bzw. 8-9 kg animalischer Kost bezogen auf Frischmasse.

## Summary

A lot of biotic and abiotic factors influence the energy metabolic rate of birds. There are especially the effects of reproduction (building nest, courtship-behaviour, egg-production and laying, incubation, raising young etc.), migration (storing fat, flight costs), moult and the energy content of food (problems of efficiency and the specific action of food). Abiotic parameters are, e.g. wind, ambient temperature, moisture, climate etc. There are a lot of data dealing with the influence of single factors on metabolic rate in birds but only very few papers deal with a holistic view of total energy consumption trying to include all the factors given above for a free living bird in the field. In the present paper this view is attempted for the Robin (*Erithacus rubecula*).

The monthly variation in the energy metabolism was calculated and presented.

- The energy costs of one reproduction-cycle are ca. 3500 kJ per 3-4 fledged young (including egg production, breeding, rearing etc.). This increases basal metabolic rate (ca. 24 kJ/d) during reproduction by the factor 3.

- Energy requirements of moult are as follows: 460 kJ for the complete plumage, 276 kJ for the partial moult. This increases basal metabolic rate by 20-22 %.

- Migration costs are during flight ca. 0,3 kJ per bird. The complete migration from Switzerland to the south of Spain (ca. 1500 km) for example costs the energy content of about 12 g fat (ca. 450 kJ). Under normal conditions (no great distances during one migration night) these requirements are not very high for the bird.

- The effective energy efficiency of animal food is about 2-3 kJ/g.

- In the first year of life (year of birth) the Robin has a total need of about 12500 kJ per bird and in the second year of life (incl. 2 reproduction cycles) about 25000 kJ.

- These values correspond to a mean food requirement of about 4-5 kg and 8-9 kg per bird and year, respectively.

**Key words:** Robin (*Erithacus rubecula*) energy budget, energy costs of reproduction, migration, moult, energy content of food.

## 1. Einleitung

Die Energiekosten verschiedener einzelner biologischer bzw. biotischer (z.B. Körpergröße, Aktivität, Hormonhaushalt, Mauser, Samen- bzw. Eiproduktion, Bebrütung, Jungenaufzucht, Nahrungssuche, Zug, systematische Zugehörigkeit etc.) und abiotischer (z.B. Umgebungstemperatur, Wind, Feuchte, Klima allgemein etc.) Faktoren sind bei zahlreichen Vogelarten z.T. sehr intensiv und ausgiebig untersucht worden. Relativ selten sind dagegen Versuche, den gesamten Energiebedarf aller, z.T. oben genannter biologisch relevanter Parameter an einer Vogelart organismisch bzw. holistisch darzustellen (wenige ausführlichere Bsp. sind KENDEIGH 1972 und HÜPPOP 1987). Das hat seinen Grund vor allem darin, daß es zum einen kaum möglich ist, alle dazu notwendigen Daten experimentell überhaupt vernünftig zu erfassen und, daß es zum anderen noch schwieriger ist, eventuell entsprechend vorliegende Werte auf reale Freilandbedingungen zu übertragen. Dennoch ist natürlich die möglichst realitätsgerechte Abschätzung bzw. Errechnung des tatsächlichen

energieverbrauches einer Vogelart über einen kompletten Jahreszyklus von sehr großem ökophysiologischem Interesse, lassen sich daraus doch u.a. z.B. Einschätzungen über den Energiefluß und die Energieentnahme (Futterverbrauch) eines Vogels in bzw. aus seiner Umwelt abschätzen und die eigentlich energetisch problematischen Phasen im Verhältnis Vogel-Umwelt deutlicher erkennen. Dies ist eine wichtige Frage der Ökologie.

Am Beispiel des Rotkehlchens (*Erithacus rubecula*) möchte ich in der folgenden Arbeit den Versuch der Darstellung einer solchen „Jahresenergetik“ machen. Das Rotkehlchen habe ich deshalb gewählt, weil es zum einen zum Vogel des Jahres 1992 gewählt wurde. Es ist weiterhin ein noch häufiger, nicht besonders spezialisierter Kleinvogel, der ein weites Verbreitungsspektrum zeigt und mir somit auch als exemplarisches Standardbeispiel „Vogel“ für die gestellte Fragestellung als besonders geeignet schien. Ergebnisse von diesem Vogel können sicher ohne große Schwierigkeiten und Fehler auf andere vergleichbare Arten übertragen werden.

Die grundlegenden Ergebnisse dieser Arbeit sind als Erstpublikation bereits in den Mitt. Zool. Mus. Berl. 69 (1993) Suppl.: Ann. Orn. 17, 31-44 erschienen (PRINZINGER 1993). Die vorliegende geringfügig veränderte Fassung erfolgt mit freundlicher Genehmigung von Herrn Dr. G. Mauersberger, Berlin.

## 2. Material und Methode

### 2.1. Vorbemerkungen:

In der Einleitung wurde bereits auf die sehr großen Schwierigkeiten hingewiesen, die eine solche holistische Betrachtung mit sich bringt. Sehr viele in der folgenden Arbeit verwendeten Daten und Annahmen sind deshalb zwangsläufig angenommen, geschätzt, gerundet oder gemittelt. Zum Teil war es auch notwendig, für verschiedene Darstellungen u.U. unterschiedliche Datengrundlagen zu verwenden. Alle angegebenen Endwerte sind deshalb nur als grobe Anhaltspunkte zu verstehen. Es kommt nicht auf die Stellen hinter, sondern auf die Richtwerte vor dem Komma an. Wenn also Zahlen angegeben werden, sollen sie nicht im Sinne von unverrückbar feststehend und absolut genau verstanden werden. Kein Organismus läßt sich standardisieren. So kann z.B. der Zug des

Rotkehlchens u.U. in einer einzigen Nacht mehrere hundert Kilometer ausmachen. Andererseits kann er aber auch in mehreren Wochen nur 100 km betragen. Die energetische Belastung für beide Individuen ist also schon unter diesem Aspekt extrem unterschiedlich. Für den einen sind sie enorm; der andere merkt sie gar nicht. Die Zugkosten, im Sinne von genereller Gültigkeit, existieren nicht.

Masse, Fetttanlagerung, Mauserzustand usw. des Rotkehlchens sind zudem geographisch und jahresperiodisch sehr unterschiedlich. Unter diesem Blickwinkel dürfte es klar sein, daß der Mangel an exakten Zahlen bei der Gesamtaussage nicht dadurch auszugleichen ist, daß man dort, wo man es kann, eine übermäßige Genauigkeit im Zahlenmaterial und dessen rechnerischer Behandlung walten läßt. Durch nichts zeigt sich mangelnde mathematische Bildung so sehr, wie durch ein entsprechendes Verhalten (frei nach Adam Riese).

## 2.2. Datengrundlage:

Soweit nicht anders angegeben, stammen alle verwendeten Zahlenwerte aus dem „Handbuch der Vögel Mitteleuropas“, Bd. 11 (MARTI 1988) und vergleichbaren, zusammenfassenden Quellen (BEZZEL 1992, PÄTZOLD 1979), und sie beziehen sich im wesentlichen auf die mitteleuropäische Nominatform (*E. r. rubecula*). Eine getrennte Zitierung dieser Zahlenangaben im Text findet deshalb nicht mehr statt. Bei den „Basisdaten“ wird i.d.R. angegeben, von welchen Grundwerten im Mittel ausgegangen wird. Sie können sich allerdings u.U. bei manchen Darstellungen auch geringfügig ändern, sofern dort z.B. andere Bedingungen vorliegen. Bei den einzelnen Abschnitten wird aber meist auf die entsprechenden Grundlagen und Rechnungsschritte näher eingegangen. Auf detaillierte Einzelheiten der Berechnungen wird hier deshalb nicht eingegangen. Bei den Literaturziten werden die zum jeweiligen Kapitel gehörenden Zitate jeweils an dessen Schluß zusammengefaßt dargestellt, um den Text nicht zu sehr zu zerreißen.

## 2.3. Grundlegende Basisdaten:

Folgend sind die Basisdaten, die zur Ermittlung und Berechnung der Aussagen verwendet wurden, dargestellt. Sie werden im jeweiligen Kapitel nicht mehr getrennt aufgeführt: Die Mittlere Masse des Rotkehlchens liegt bei rund 17 g mit einem Schwankungsbereich von 9,5 - 25 g; mit Zugfett kann der Vogel bis zu 20 - 22 g wiegen. Der Fettindex gibt an, wieviel Prozent Fett pro fettfreier Trockenmasse vorhanden ist.

Werte beim Rotkehlchen: z.B. Frühjahr in Ottenby/Schweden 33,6; im Herbst in Ottenby 46,5 (AKESSON et al. 1992); gesamter Wertebereich 5,6 - 82,0; normal zugfette Vögel haben Werte zwischen 33,6 - 53,5. Pro Zehnstunden-Tag können bei guter Ernährungslage 1 g Fett angelagert werden. Maximalwerte liegen pro Tag bei 2,1 g oder bei 10% der Körpermasse. Als durchschnittliches Fettdepot gelten Reserven für 2 maximale Zugnächte als normal. Dies entspricht einer Strecke von rund 700 km. Beispiele für Fettverbrauch durch Zug: Z.B. Südnorwegen ab mit einer Masse von 18 g; Ankunft nach 18,6 h Flug auf Fair Isle mit 15 g Körpermasse (mind. 400 km Flug übers freie Wasser; vgl. Abb. 8; Pfeil).

**Zuggeschehen:** Das Rotkehlchen ist ein Teilzieher. Die nördlichen und hochgelegenen Brutgebiete werden regelmäßig geräumt. In der Schweiz sind ca. 10% Standvögel. Aber viele Überwinterungsnachweise existieren selbst aus Island.

**Brutbiologie:** 1 Ei wiegt ca. 2,5 g. Das Gelege besteht i.d.R. aus 5-6 Eiern (75 % der Fälle). Die Brutdauer beträgt 13-14 Tage und es finden 2 bis 4 Jahresbruten statt. In Großbritannien sind auch Winterbruten (Dez./Jan./Feb.) bekannt. Die Führungszeit erstreckt sich über 2-3 Wochen; die Nestlingszeit über 13-15 Tage. Die Schlüpfrate liegt bei etwa 70%; der Ausfliegerfolg bei ca. 77%; die Gesamtausfliegerate bei ca. 55%.

**Die Masseentwicklung der Jungvögel:** vgl. dazu die Abb. 6.

**Stoffwechseldaten zum Energieverbrauch:** Es liegen dazu keine konkreten Meßwerte vor. Alle Daten beruhen auf dem Berechnungsschema nach BEZZEL & PRINZINGER (1990). Vgl. dazu Abb. 1.

Folgende Werte werden als Rechengrundlage benützt:

**Grundumsatz:** mit  $M_{(J/h)} = 127 * W_{(g)}^{0,723}$ ; daraus folgt ein Umsatz von 985,52 J/h (ca. 58 J/g\* h) (M = Stoffwechsel, W = Masse).

**Wärmedurchgang:** mit  $T_c = 11,42 * W_{(g)}^{-0,461}$  (J/g\* h\* °C); daraus folgt ein Wert  $T_c = 3,08$  (J/g\* h\* °C) = 53 (J/h\* °C).

**Thermonutralzone:** Basalstoffwechsel hier ca. 0,98 kJ/h (siehe oben); untere kritische Temperatur: +19°C (nachts) bzw. ca. 1,30 kJ/h; +16°C (tags).

## 2.4. Nahrungsanalytik:

Alle Nahrungsproben wurden bis zur Gewichtskonstanz getrocknet (daraus ergibt sich der Wassergehalt) und der Fettgehalt wurde über eine

Soxhlet-Extraktion ermittelt. Die Eiweißbestimmung erfolgte über die Kjehldal-Methode. Die physikalische Brennwertbestimmung geschah mit einem adiabatischen Bombencalorimeter. Aus der Differenz der verschiedenen Nahrungsmittelanteile, dem physikalischen Brennwert und der nach Schwefelsäureaufschluß übrig bleibenden Restsubstanz wurde der Kohlenhydratanteil der Nahrungsproben errechnet. Aus diesen Daten lassen sich dann auch die effektiven physiologischen Brennwerte abschätzen. Details zu diesen Standardmethoden sind aus entsprechenden Lehrbüchern der Lebensmittelchemie zu entnehmen.

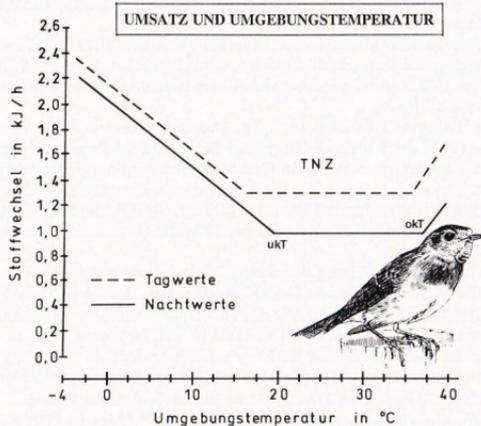


Abb. 1: Stoffwechsel (in kJ/h) und Umgebungstemperatur (in °C) beim Rotkehlchen *Erithacus rubecula*. TNZ = Thermonutralzone; ukT = untere kritische Umgebungstemperatur; okT = obere kritische Umgebungstemperatur. Daten nach Kalkulationen und Prämissen verschiedener Autoren.

Energy metabolic rate versus ambient temperature in the Robin *Erithacus rubecula*. TNZ = thermoneutralzone, ukT = lower critical temperature, okT = upper critical temperature.

### 3. Generelle thermoregulatorische Mechanismen des Rotkehlchens zur Regelung des Energieumsatzes und der Körpertemperatur

Eine große Zahl verschiedener Mechanismen (Verhalten, Physiologie, Ernährung etc.) zur Thermoregulation beeinflussen den Energiehaushalt eines Vogels beträchtlich (ausführliche Zusammenfassung z.B. hier in dieser Zeitschrift in PRINZINGER 1990, 1991, 1992). Sie sollen deshalb kurz dargestellt werden, weil sie die Jahresenergetik und damit den Futterverbrauch entscheidend verändern können, ohne daß dies einer einfachen Berücksichtigung zugänglich wäre.



Abb. 2: Aufgeplustertes Rotkehlchen *Erithacus rubecula* bei Kälte im Winter. Siehe Text unter Abb. 3. Fluffed up Robin.

Eine Änderung der Isolation (und damit des Wärmeverlustes) kann vor allem durch ein Aufplustern des Gefieders erreicht werden (Abb. 2), aber auch durch eine Änderung der peripheren Durchblutung. Durch möglichst kugelförmiges Aufplustern kann so z.B. die wärmeabgebende Oberfläche um über 15% abnehmen, wodurch der Wärmedurchgang (und damit der Energieverlust) durch das dicker werdende Federkleid um bis zu 30% verringert werden kann. Daraus erfolgt u.U. eine Reduktion der Gesamtenergieabgabe allein durch diese Maßnahme um bis zu 45%. Umgekehrt kann durch „Schlankmachen“ (Abb. 3) oder durch Verstärkung des Wärmedurchganges inkl. dem Freilegen von federlosen Hautpartien die Wärmeabgabe z.B. verdoppelt werden.



Abb. 3: „Schlankes“ Rotkehlchen *Erithacus rubecula*. Aus den beiden Körperhaltungen (inkl. Abb. 2) resultieren starke Veränderungen im Wärmedurchgang und im Verhältnis Oberfläche/Volumen und damit im Energiehaushalt. Details s. Text. Nach MARTI (1988).  
The different body postures lead to very different values of heat loss of the body (reduced by up to 45% in the bird with fluffed up feathers).

Über die Wasserabgabe z.B. durch Baden (Abb. 4) und Hecheln kann über die Wasserverdunstung Wärme abgegeben werden. Die Wärmeabgabe beträgt so z.B. bei +40 °C (normale Körpertemperatur des Rotkehlchens in Ruhe) rund 2,5 kJ/pro ml verdunstetes Wasser. Manche Arten können damit weit über 100% der von ihnen selbst (endogen) produzierten Stoffwechselwärme durch Hecheln wieder abgeben.

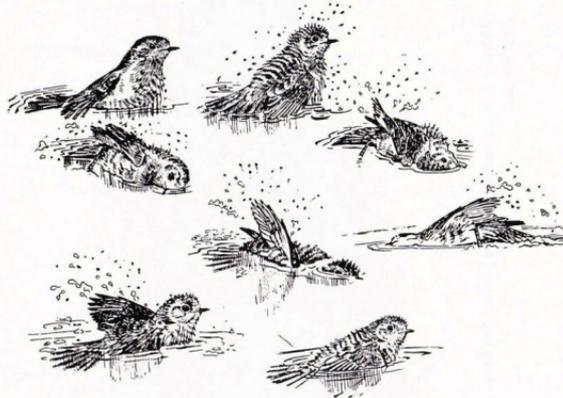


Abb. 4: Im Wasser badendes Rotkehlchen *Erithacus rubecula*.  
Bathing bird. Nach MARTI (1988).

Über die spezifisch dynamische Wirkung der Nahrung kann die Wärmeproduktion selbst beeinflusst werden. Die Aufnahme und Verdauung von Nahrung führt immer zu einer Erhöhung der Abfallwärmeproduktion, die von einigen Vögeln auch in entsprechenden Fällen ausgenutzt wird. Bei den einzelnen Nahrungsstoffen liegen die Erhöhungen der Wärmeproduktion in etwa wie folgt (in Klammer Maximalwerte):

Kohlehydrate	+ 4 % (bis 10 %)
Fette	+ 9 % (bis 12,5 %)
Eiweiße	+ 30 % (bis 40 %)

Abb. 5: Sonnenbadendes Rotkehlchen *Erythracus rubecula* auf dem Boden liegend.  
Sonnbadend Robhm.



Durch spezielle Nahrungswahl kann so z.B. Zusatzwärme bei Kältebelastung gewonnen werden oder umgekehrt bei Wärme vermieden werden. Das geeignetste Nahrungsmittel bei Kälte ist dabei das Eiweiß, weil es die meiste Abfallwärme liefert.

Durch Sonnenbaden (Abb. 5; vgl. z.B. Zusammenfassung in PRINZINGER 1983) können größere Mengen an Wärmeenergie von außen (exogen) aufgenommen werden. Manche Arten (z.B. der Rennkuckuck *Geococcyx californianus*) schaffen bis zu 40% Energieeinsparnis über Sonnenbaden, wenn es gilt, morgens den relativ kalten Körper wieder auf Aktivitätstemperatur aufzuheizen.

Daneben gibt es natürlich eine größere Zahl weiterer thermoregulatorischer Mechanismen, die den Energiehaushalt beeinflussen, die hier aber nicht im Detail dargestellt werden können (s. in der o.g. Literatur).

#### 4. Der Energieaufwand für die Fortpflanzung

Zu den Energiekosten der Fortpflanzung gehören vor allem der zusätzliche Aufwand des Altvogels für Gonadenwachstum, Samen- bzw. Eiproduktion, Nestbau, Balz und Revierverteidigung, Bebrütung, Jungenaufzucht (Abb. 7) und Jungenführung nach dem Flüggewerden. In Tabelle 1 sind alle wesentlichen Berechnungsgrundlagen und Ergebnisse schematisch dargelegt. Die Hauptleistung bzw. Anforderung für die Fortpflanzung des Rotkehlchens dürfte vor allem in der Produktion des Jungengewebes liegen. Innerhalb von knapp 10 Tagen müssen die beiden Altvögel bei vier Jungvögeln eine Proteinmasse von rund 51 g (siehe Abb. 6) heranfüttern, was natürlich einen enormen Energieaufwand bedeutet. In Tabelle 1 sind diese Kosten dabei allerdings so dargestellt, als müßten sie im Körper des Vogels selbst produziert werden. In Wirklichkeit muß natürlich nur Futter mit dem entsprechenden Energieinhalt und dem entsprechenden Baustoffinhalt herangeschafft werden. Dafür wurde allerdings der dafür notwendige erhöhte Aktivitätsbedarf nicht getrennt betrachtet, was auch kaum möglich wäre. Die Kosten für den „Aufbau Jungengewebe“ müssen hier also als Energietransfer Umwelt-Jungvogel verstanden werden.

(Literatur z.B. KING 1973, WALSBERG 1983, FURNESS & COOPER 1982, CROXALL & PRINCE 1982, HÜPPOP 1982).

Abb. 7: Fütterndes Rotkehlchen *Erithacus rubecula*. Feeding Robin.

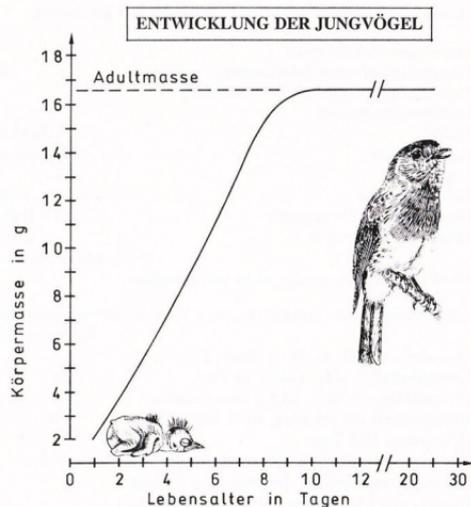


Abb. 6: Entwicklung der Körpermasse bei jungen Rotkehlchen *Erithacus rubecula*. Daten nach MARTI (1988).  
Development of body mass in young Robins.

Tabelle 1: Grob errechnete Energiekosten der Fortpflanzung des Rotkehlchens *Erithacus rubecula* (nach BEZZEL & PRINZINGER 1990). Es handelt sich hier um ein schematisches Rechenbeispiel. Der überwiegende Teil der dargestellten Parameter ist einer einfachen experimentellen Bestimmung nicht zugänglich und muß daher abgeschätzt bzw. aus anderen Daten abgeleitet werden. Entsprechend vorsichtig sind diese Werte zu benutzen und vor allem auf andere Arten zu übertragen. Bei den Tagesdaten ist zudem zu berücksichtigen, daß sie beim Aufbau des Jungengewebes und beim Stoffwechsel der Jungvögel selbstverständlich jeden Tag andere Werte annehmen.  
Energy costs of reproduction in the Robin.

Prämissen (Durchschnittswerte, z.T. gerundet und geschätzt):

- Masse eines Adultvogels: 17 g
- Energieumsatz eines Adultvogels: 50 kJ/Tag
- Entwicklung Gonaden beim Weibchen/  
relativer Masseanteil: 10 Tage/  
5-10%
- Eizahl: Durchschnitt 5,5
- Gelegemasse:  $5,5 * 2,5 \text{ g} = 13,8 \text{ g}$
- Legezeit: 6 Tage
- Bebrütungszeit: 13-14 Tage
- Nestlingszeit/Führungszeit: 13-15/14-20 Tage
- Masse der Jungvögel:  $3 * 17 = 51 \text{ g}$   
(Energieinhalt ca. 6-7 kJ/g)
- Nestbau und Balz werden nicht mit gerechnet.

Energieaufwand (Durchschnittswerte, z.T. gerundet und geschätzt):

	kJ gesamt		kJ/Tag	
• Gonadenentwicklung, Ovar-Masse 1 g, Energieinhalt 8 kJ/g, Dauer 10 Tage	8		0,8	
• Eiproduktion, 5 Tage, 13,8 g Gelegemasse, Energieinhalt etwa 6 kJ/g, 75 % Effizienz	110		18	
• Bebrütung, 13,5 Tage (Ersparnis ca. 30 % Grundumsatz)	-202		-15	
• Aufbau Jungengewebe, 15 Tage, 60 g Protein (feucht; mit 1 gestorbenen Juv.), Energieinhalt etwa 6 kJ/g, Effizienz etwa 75%	480		32	
• Stoffwechsel Jungvögel 15 Tage Wachstum (ca. 45 kJ/Tag und Juv.) <sup>1</sup> 15 Tage Führungszeit (dto.) <sup>2</sup>	2025 1000		135 67	
<b>Gesamtsumme (73,5 Tage)</b>	<b>3421</b>		<b>46</b>	

<sup>1</sup> Es wird angenommen, daß der Jungvogel sukzessive selbst Futter findet. Deshalb sind die Werte etwas reduziert.

<sup>2</sup> Errechnet nach der Formel:  $M_d = 5,6 * W^{0,81}$ ;  $M_d$  ist der mittlere Tagesumsatz in kJ/d und  $W$  die Masse eines Juv. am Tage  $d$  in g. Der Gesamtumsatz beruht auf der mittleren Masse von 13,4 g in der Mitte der Entwicklungszeit (7. Tag).

## 5. Der Energieaufwand für die Mauser

Zur Ermittlung des Energieaufwandes für die Mauser wird von folgenden Prämissen ausgegangen: Die Jugendmauser (sie ist eine Teilmauser) des Kleingefieders dauert im Mittel etwa 55 Tage lang und findet in der 5. - 7. Lebenswoche von Juni bis September statt. Die einzige Jahresmauser (Vollmauser) der Altvögel dauert etwa 85 Tage lang und findet Anfang Juni/August bis Ende Juli/September statt. Die Gefiedermause des Rotkehlchens macht ca. 5-10% der Körpermasse aus. Daraus folgen max. 2 g Federn pro Vogel, die bei der Mauser gewechselt werden. Der physikalische Brennwert der Feder(keratine) beträgt etwa 23 kJ pro Gramm Trockenmasse. Daraus folgen als maximale energetische Kosten einer Vollmauser bezogen auf die rein „physikalischen“ Federkosten:

→ 46 kJ/Vollmauser

Die Teilmauser umfaßt in etwa 60 % der Vollmauser: Das entspricht ungefähr 1,2 g Federn. Daraus folgen als maximale energetische Kosten einer Teilmauser (wiederum bezogen auf die rein „physikalischen“ Federkosten):

→ 27 kJ/Teilmauser

Sucht man nun nach den tatsächlichen biologisch relevanten Gesamtkosten der Mauser müssen natürlich die Zusatzkosten für eine andere Temperaturregulation, eine verminderte Beweglichkeit, eine verstärkte Durchblutung, erhöhte Syntheseleistungen etc. mit berücksichtigt werden. Nimmt man dafür als Vergleichsbasis z.B. die Lachmöwe *Larus ridibundus*, wo solche Kostenbetrachtungen durchgeführt wurden, so kosten ihre 17 g Federn bei einer Vollmauser unter Berücksichtigung o.g. Zusatzparameter insgesamt 3.900 kJ. Daraus lassen sich als effektive Kosten:

→ 230 kJ/g Vollmauser (Inklusivkosten)

Gesamtkosten errechnen, was rund dem Zehnfachen der reinen Federkosten entspricht. Dies zeigt, daß die eigentlichen Federkosten einen marginalen Anteil an den Inklusivkosten der Mauser ausmachen. Zu beachten ist ferner, daß diese Kosten natürlich nicht auf einmal abgefordert werden, sondern über einen langen Zeitraum hinweg verteilt anfallen. Für das Rotkehlchen ergeben sich daraus die in Tabelle 2 dargestellten ca.-Werte. Es zeigt sich dabei, daß die Mauser eine eher nur geringe energetische Belastung für das Rotkehlchen darstellt.

(Literatur z.B. KING 1980, WALSBURG 1983, FURNESS 1982, 1984, KENDEIGH et al. 1977, NORSTROM et al. 1986, CROXALL 1982, BROWN 1985, BAUDINETTE et al. 1986, WILLIAMS et al. 1977).

Tabelle 2: Gesamtkosten der Rotkehlchen-Mauser (sicher Maximalwerte) differenziert nach verschiedenen Mausertypen.

Nähere Erläuterung siehe Text.

Energy costs of moult.

Mausertyp (Dauer)	Gesamtkosten	Kosten pro Mausertag	Erhöhung Grundsatz (*)
VOLLMAUSER (85 Tage)	460 kJ	5,4 kJ	ca. 22 %
TEILMAUSER (55 Tage)	276 kJ	5,0 kJ	ca. 20 %

(\*) bezogen auf 24 h à 1 kJ/h = 24 kJ/d

Andere Arten (nach BEZZEL & PRINZINGER 1990):

Haushuhn	( <i>Gallus domesticus</i> )	30 %
Möwen	( <i>Larus spec.</i> )	38 %
Ortolan	( <i>Emberiza hortulana</i> )	26 %
Goldammer	( <i>Emberiza citrinella</i> )	14 %
Haussperling	( <i>Passer domesticus</i> )	7 %

## 6. Der Energieaufwand für den Zug

In den Abb. 8-10 sind die verschiedenen Zugrichtungen und Zulentfernungen für verschiedene Populationen des Rotkehlchens exemplarisch dargestellt. Daraus ergeben sich folgende mittlere maximale Zulentfernungen, mit denen der Vogel konfrontiert wird:

Belgien - Westsibirien	ca. 1500 km
Schweiz - Südsibirien	ca. 1500 km
Finnland - Nordafrika	ca. 3000 km

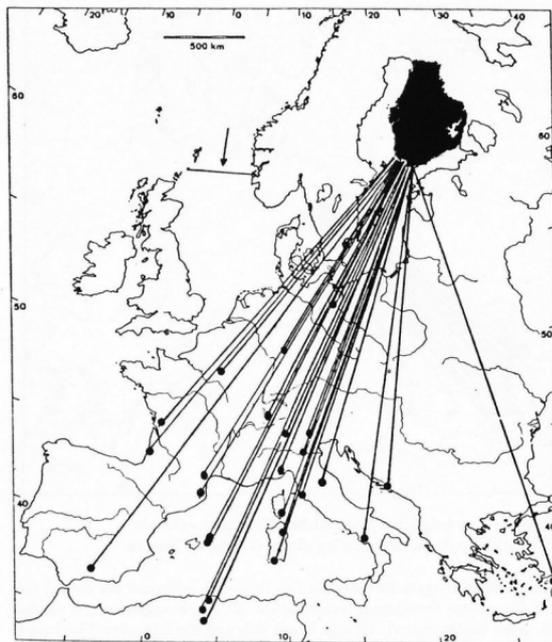


Abb. 8: Zug finnischer Rotkehlchen *Erithacus rubecula*. Der Pfeil markiert die Nonstop-Strecke Norwegen - Fair-Isle (450 km). Migration routes and wintering places in finnish Robins. The arrow marks nonstop-flight Norway-Fair-Isle (450 km).

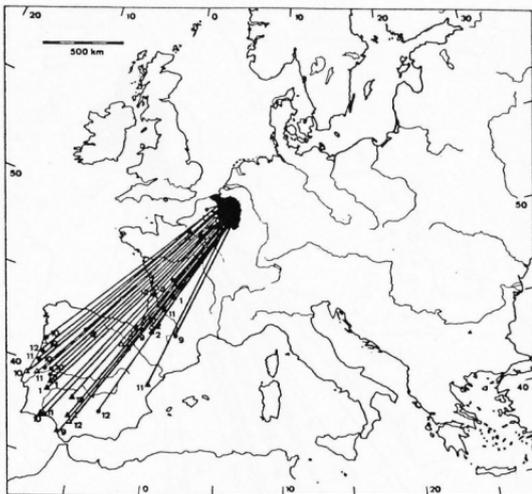


Abb. 9: Zug belgischer Rotkehlchen *Erithacus rubecula*.  
Migration routes and wintering places in belgian Robins.

Als mittlere Fluggeschwindigkeit (im Dauerflug während des Zuges) sollen für unsere Berechnung maximal ca. 30 km/h angenommen werden (s. auch weiter unten). Daraus lassen sich nun die folgenden Flugkosten berechnen (die Zahlen beruhen auf Angaben von BLEM 1980, NACHTIGALL 1984):

Flugkosten	= 0,4 kJ/g * h
bei 20 g Masse	= 8,0 kJ/h
bei 30 km/h	= 8,0 kJ/30 km
oder ca.	= 0,26 kJ/km

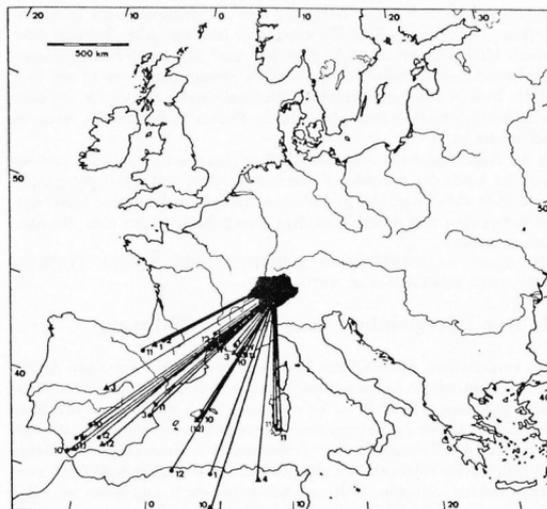


Abb. 10: Zug schweizer Rotkehlchen *Erithacus rubecula*.  
Migration routes and wintering places in swiss Robins.

Daraus ergeben sich für die verschiedenen Flugstrecken folgende Energiewerte (bei einer mittleren Geschwindigkeit von 30 km/h und theoretischem Dauerflug): die 1500 km-Strecke entspricht rund 450 kJ; dies wiederum entspricht dem Energieinhalt von ca. 12 g Fett! Die 3000 km-Strecke entspricht rund 800 kJ, was rund 24 g Fett äquivalent ist! Pro Nacht kann das Rotkehlchen bei vollem Zug im Mittel maximal ca. 350 km zurücklegen. Als mittlere, maximale Fettreserve sind etwa 4 g (ca. 20 % der Körpermasse; vgl. „Basisdaten“) bekannt und diese

Menge könnte nach obiger Rechnung also die Maximalstrecke leicht abdecken. Der Nonstop-Flug Norwegen-Fair Isle (vgl. Abb. 8; Pfeil) über mind. 450 km dauert ca. 18,5 h (also bei „nur“ 24,5 km/h Durchschnittsgeschwindigkeit). Dabei findet eine Gewichtsabnahme von 18 auf 15 g statt. Dies ist sicher eine absolute Maximalleistung des Vogels, die aber sehr deutlich zeigt, welche energetische Potenz in ihm steckt, wenn es notwendig ist.

In der Regel findet der Zug aber häufiger „langsam“, wohl eher „nebenher“ im Laufe der normalen Futtersuchaktivität und somit energiesparend über viele Tage oder gar Wochen statt, so daß extreme Leistungsanforderungen und damit besondere Energiebelastungen eher die Ausnahme bilden.

(Literatur: BAUDINETTE & SCHMIDT-NIELSEN 1974, TUCKER 1969, 1972, BERGER et al. 1970).

## 7. Der Energieinhalt animalischer Nahrung

Die vorgestellten, notwendigen Energiemengen für die einzelnen Anforderungen in seinem Lebenszyklus muß das Rotkehlchen aus seiner Nahrung gewinnen. Deshalb ist es notwendig, sich einen Überblick über den Energieinhalt der potentiellen Nahrung zu verschaffen. Daraus läßt sich dann der Nahrungsbedarf abschätzen bzw. berechnen. Daß dabei natürlich keine Rücksicht auf alle potentiellen Nahrungsstoffe (z.B. Beeren, Insekten, Spinnen, Würmer, Schnecken etc.) und deren anteilige Veränderungen im Jahreszyklus Rücksicht genommen werden kann, ergibt sich aus den in Material und Methoden dargelegten Gründen von selbst. Nicht zuletzt wäre ein solches Vorhaben im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht realisierbar gewesen.

In Tabelle 3 ist deshalb nur eine Auswahl an animalischer Kost angegeben, die zumindest in der längsten Zeit im Jahresablauf die Hauptnahrung des Rotkehlchens darstellen dürfte. Alle physikalischen Brennwertdaten wurden mit einem Bombenkalorimeter ermittelt. Auf Details kann hier nicht näher eingegangen werden - es handelt sich aber um Standarduntersuchungen. Die angegebenen physikalischen Brennwerte kann der Vogel natürlich aus der Nahrung nicht erzielen. Nicht alle Energieträger in der Nahrung können nämlich verdaut werden (z.B. Zellulose und Chitin, um nur zwei wichtige zu nennen; aber auch Wachse und viele andere Stoffe können von Vögeln nicht verdaut werden). Die tatsächliche potentielle Ausnutzrate (physiologischer Brennwert) liegt im günstigsten

Falle bei rund 70-80 % des physikalischen Brennwertes (z.B. CASTRO et al. 1989). Realistischer (und deshalb verwendet) ist aber eher eine energetische Ausnutzrate der Nahrung (Effizienz) von nur rund 50 %. Das bedeutet dann, daß das Rotkehlchen, um 50 kJ physiologischen Brennwert effektiv gewinnen zu können, 100 kJ in Form von physikalischem Brennwert aufnehmen muß. Ganz grob kann man nach den Daten der Tabelle 4 also davon ausgehen, daß aus der animalischen Nahrung pro Gramm im Mittel rund 2-3 kJ nutzbare Energie zu gewinnen ist.

Tabelle 3: Physikalischer Brennwert pro g und prozentuale Zusammensetzung einiger wichtiger Evertebraten-Beuten von Vögeln. Alle Daten beziehen sich auf Frischmassen! Der Energieinhalt ist in kJ/g angegeben. Der Wassergehalt in %; Proteine, Fette und Kohlenhydrate (KH) in g/100 g Frischmasse. Nach LEUNG (1968) und eigenen, unpublizierten Befunden (Würmer, Mehlkäferlarven). Einige fehlende Werte wurden aus den vorhandenen errechnet.

Physical energy content of different animal food as determined by bomb-calorimetry.

Nahrung (food)	Brennwert in kJ/g	Wasser in %	Proteine in g	Fette in g	KH in g
Würmer ( <i>Lumbricus, Eisenia</i> )	2,9	82,0	7,8	1,0	-
Mehlkäferlarven ( <i>Tenebrio</i> )	9,85	63,0	12,8	13,1	4,1
Ameisen (flgd.) ( <i>Carebara</i> )	3,5	60,0	10,1	1,3	5,0
Käfer ( <i>Polycelis, Sternaocera</i> )	8,02	56,2	27,1	3,7	4,8
Schmetterlinge ( <i>Gynanisa, Herse</i> )	3,6	81,1	10,6	2,7	1,4
Grillen ( <i>Brachytrypes</i> )	4,9	76,0	13,7	5,3	5,0
Heuschrecke ( <i>Acridium</i> )	7,1	62,7	26,8	3,8	3,1
Durchschnitt	5,7±2,4	68,7±9,9	15,6±7,4	4,4±3,8	3,9±1,3

## 8. Die jahresperiodischen Schwankungen im Energieverbrauch im 1. und 2. Lebensjahr und ihr Absolutwert

In Abb. 11 ist die Jahresperiodik des Energieverbrauches beim Rotkehlchen für das 1. und 2. Lebensjahr dargestellt, wie sie sich aus den vorangegangenen Ergebnissen zusammenfassend präsentiert. Die biotischen Faktoren Reproduktion, Fetttanlagerung, Zug und Mauser wurden dabei dem Existenzumsatz zuaddiert. Dieser errechnete sich folgendermaßen: Aus den Daten der Abb. 1 (inkl. den Angaben in Material und Methode) wurde der umgebungstemperaturabhängige Stoffwechsel (Ruheumsatz während der Nacht) bestimmt. Der gesamte Tagesumsatz (Tag und Nacht) wurde unter Berücksichtigung der im Jahresverlauf sich ändernden Tageslängen (LD 10:14 bis 14:10) und dem Faktor 2 (Ruheumsatz Nacht) für den Ruheumsatz während des Tages ermittelt. Alle abiotischen Faktoren wie Umgebungstemperatur (jahresperiodisch zwischen -5 bis +20°C schwankend) und Lichtdauer (s.o.) wurden auf Frankfurter Verhältnisse gerechnet, da mir von hier die entsprechenden Daten vom Wetterdienst in Offenbach kostenlos zur Verfügung standen (dem Wetterdienst in Offenbach sei dafür an dieser Stelle herzlich gedankt). Schon die „einfache“ Berechnung dieses Existenzumsatzes, der nur den mittleren Energieumsatz kennzeichnet, der für das bloße Überleben notwendig ist, zeigt, wie äußerst komplex und deshalb auch im Ergebnis unsicher eine solche Betrachtung letztendlich immer sein muß! Dies - es muß nochmals erwähnt werden - muß bei der Abwägung und Verwendung der Daten stets im Auge behalten werden.

Alle Daten wurden daraufhin auf Monatsmittelwerte (bezogen auf jeweils 30 Tage) aufsummiert und so dargestellt. Auf diese Weise werden dann auch unbekannte Parameter, wie z.B. die eigentliche Länge des Zuges (wenige Tage oder mehrere Wochen), relativiert und hinsichtlich ihrer möglichen Unterschiede weniger gravierend für die Gesamtbetrachtung. Aus diesen Daten lassen sich dann aber letztendlich doch grobe Werte für den jährlichen Gesamtenergieaufwand und damit die notwendige Futteraufnahme des Rotkehlchens ableiten. Im ersten Lebensjahr beträgt der Umsatz des Vogels rund 12500 kJ. Dies entspricht einem Nahrungsverbrauch von ca. 4-5 kg animalischer Kost (bezogen auf Frischmasse). Im 2. Lebensjahr (zwei Bruten) liegen die entsprechenden Werte bei rund 25500 kJ, was 8-9 kg animalische Kost (Frischmasse) erfordert.

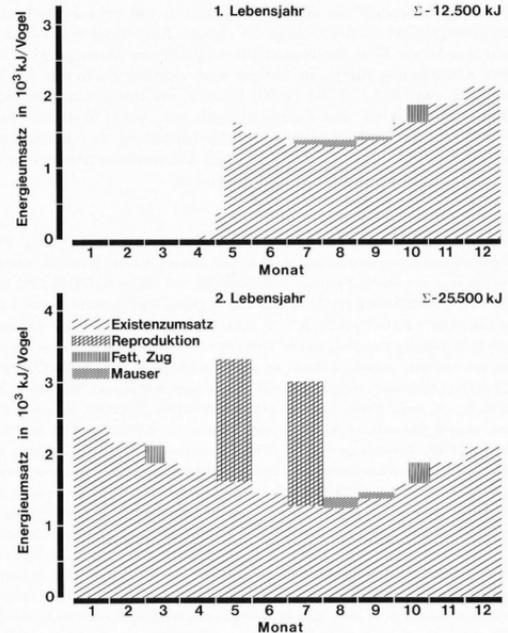


Abb. 11: Jahreszyklus des Gesamtstoffwechsels beim Rotkehlchen *Erithacus rubecula* im Geburtsjahr (1. Lebensjahr, oben) und im 2. Lebensjahr (unten). Energiewerte in 10<sup>3</sup> kJ/Vogel. Alle Daten sind ca.-Werte auf der Basis der vorangestellten Berechnungen. Im Jahreszyklus sind die unterschiedlichen Umgebungstemperaturen und LD-Zyklen der verschiedenen Monate berücksichtigt.

Monthly variations in the energy budget of the Robin throughout the 1. and 2. year of life (Existenzumsatz = existence metabolism; Fett, Zug = fat, migration; Mauser = moult; Reproduktion = reproduction).

Im Mittel verbraucht ein adultes Rotkehlchen mit zwei Jahresbruten also ganz grob etwa das 400-fache der eigenen Körpermasse pro Jahr an Nahrung. Dieser Wert dürfte auch für vergleichbare Arten gelten.

Diese Abschätzung stimmt im übrigen auch ziemlich genau mit den Ergebnissen von GRAJETZKI (1993) überein, der mit Freilandbeobachtungen, Kotanalysen, Zeit-Energie-Budgets etc. einen Wert von rund dem 440-fachen fand. Es ist sehr zufriedenstellend und beruhigend, wie gut doch hier Freilandmethoden und Laboruntersuchungen zu einem quasi identischen Ergebnis geführt haben.

## Literatur

- AKESSON, S., L. KARLSSON, J. PETERSSON & G. WALINDER (1992): Body composition and migration strategies: a comparison between Robins (*Erithacus rubecula*) from two stop-over sites in Sweden. - Vogelwarte 36, 188-195. • BAUDINETTE, R.V. & K. SCHMIDT-NIELSEN (1974): Energy cost of gliding flight in herring gulls. - Nature 248, 83-84. • BAUDINETTE, R.V., P. GILL & M. O'DRISCOLL (1986): Energetics of the little penguin, *Eudyptula minor*: Temperature regulation, the calorific effect of food and moulting. - Aust. J. Zool. 34, 35-45. • BERGER, M., J.S. HART & O.Z. ROY (1970): Respiration, oxygen consumption, and heart rate in some birds during rest and flight. - Z. vergl. Physiol. 66: 201-214. • BERTHOLD, P. (1990): Vogelzug: Eine kurze, aktuelle Übersicht. - Wiss. Buchges., Darmstadt. • BEZZEL, E. & R. PRINZINGER (1990): Ornithologie. - UTB (Ulmer), Stuttgart. • BEZZEL, E. (1992): Das Rotkehlchen. - Naturbuch-Verlag, Augsburg. • BLEM, Ch.R. (1980): The energetics of migration. - In: S.A. GOUTREAU, Jr. (Hrsg.), Animal Migration, Orientation, and Navigation: 175-224. Academic Press, N.Y., London. • BROWN, C.R. (1985): Energetic cost of moult in Macaroni Penguins (*Eudyptes chrysolophus*) and Rockhopper Penguins (*E. chrysocone*). - J. Comp. Physiol. B155, 515-520. • CASTRO, G., N. STOYAN & J.P. MYERS (1989): Assimilation efficiency in birds: A function of taxon or food. - Comp. Biochem. Physiol. 92A, 271-278. • CROXALL, J.P. & P.A. PRINCE (1982): A preliminary assessment of the impact of seabirds on marine resources at South Georgia. - Com. Nat. Fr. Rech. Antarct. 51, 501-509. • CROXALL, J.P. (1982): Energy costs of incubation and moult in petrels and penguins. - J. Anim. Ecol. 51, 177-194. • FURNESS, R.W. & J. COOPER (1982): Interactions between breeding seabird and pelagic fish populations in the Southern Benguela Region. - Mar. Ecol. Progr. Ser. 8, 243-250. • FURNESS, R.W. (1982): Competition between fisheries and seabird communities. - Adv. Mar. Biol. 20, 225-307. • FURNESS, R.W. (1984): Modelling relationships among fisheries, seabirds, and marine mammals. In: D.N. NETTLESHIP, G.A. SÄNGER & P.F. SPRINGER (Hrsg.), Marine birds: Their feeding ecology and commercial fisheries relationships.

- onships. - Canadian Wildl. Serv. Ottawa, 117-126. • HÜPPOP, O. (1987): Der Einfluss von Wachstum, Thermoregulation und Verhalten auf den Energiehaushalt der Silbermöwe (*Larus argentatus*) PONTOPPIDAN, 1763). - Diss. Univ. Hamburg. • KENDEIGH, S.C., V.R. DOLNIK & V.M. GAVRILOV (1977): Avian energetics. In: J. PINOWSKI & S.C. KENDEIGH (Hrsg.), Granivorous birds in ecosystems, 127-205, 363-378. Cambridge Univ. Press, Cambridge, New York, London. • KENDEIGH, S.G. (1972): Monthly variations in the energy budget of the House Sparrows throughout the year. In: S.G. KENDEIGH & J. PINOWSKI, Population Dynamics and Systematics of Granivorous Birds. - Warschau. • KING, J.R. (1973): Energetics of reproduction in birds. In: D.S. FARNER (Hrsg.), Avian energetics, 4-45. Publ. Nuttall Ornithol. Club 15. Cambridge, Mass. • KING, J.R. (1980): Energetics of avian moult. - In: R. NÖHRING (Hrsg.), Proc. 17th. Int. Orn. Congr., Berlin, Bd. 1: 312-317. Deutsche Ornithologen-Gesellschaft. • LEUNG, W.T.W. (1968): Food composition tables for use in Africa. - FAO-HEW, Public Health Service, Bethesda, Md. • MARTI, C. (1988): *Erithacus rubecula* Linnaeus 1758 - Rotkehlchen. In: U. GLUTZ VON BLITZHEIM & K. BAUER (Hrsg.), Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd. 11, 36-99. AULA, Wiesbaden. • NACHTIGALL, W. (1990): Wind tunnel measurements of long time flights in relation to the energetics and water economy of migrating birds. In: E. GWINNER (Hrsg.), Bird Migration: The Physiology and Ecophysiology. - Springer, Berlin, Heidelberg, New York. • NORSTROM, R.J., T.P. CLARK, J.P. KEARNEY & A.P. GILMAN (1986): Herring Gull energy requirements and body constituents in the Great Lakes. - Ardea 74, 1-23. • PÄTZOLD, R. (1979): Das Rotkehlchen. - NBB 520, Wittenberg-Lutherstadt. • PRINZINGER, R. (1983): Sonnenbaden bei Vögeln. - Ökol. Vögel (Ecol. Birds) 5, 41-62. • PRINZINGER, R. (1990): Temperaturregulation bei Vögeln. I. Thermoregulatorische Verhaltensweisen. - Luscunia 46 (5/6), 255-302. • PRINZINGER, R. (1991): Temperaturregulation bei Vögeln. II. Morphologische Mechanismen. - Luscunia 47, 11-55. • PRINZINGER, R. (1992): Temperaturregulation bei Vögeln. III. Physiologische Mechanismen. - Luscunia 47, 117-167. • PRINZINGER, R. (1993): Jahresenergetik des Rotkehlchens *Erithacus rubecula* (L.). - Mitt. Zool. Mus. Berl. 69 Suppl.: Ann. Orn. 17: 31-44. • TUCKER, V.A. (1969): The energetics of Bird Flight. In: Birds (II/5), 46-53. Scientific American, San Francisco. • TUCKER, V.A. (1972): Metabolism during flight in the Laughing Gull. - Amer. J. Physiol. 222: 237-245. • WALSBURG, G.E. (1983): Avian ecological energetics. In: D.S. FARNER, J.R. KING & K.C. PARKES (Hrsg.), Avian Biology VII, 161-220. Academic Press, New York, London. • WILLIAMS, A.J., W.R. SIEGFRIED, A.E. BURGER & A. BERRUTI (1977): Body composition and energy metabolism of moulting Eudyptid penguins. - Comp. Biochem. Physiol. 56A, 27-30.

**Anschrift des Verfassers:** Prof. Dr. Roland PRINZINGER, AK Stoffwechselphysiologie Universität Frankfurt, Siesmayerstrasse 70, D-60323 Frankfurt/Main