

## Energieaspekte des Amselnestes: Wärmedurchgang, Wärmekapazität und Isolation in Abhängigkeit zu abiotischen Faktoren und ihr Einfluss auf die Bebrütungskosten

Roland Prinzinger und Frank-Oliver Klesius

(Jochen Hölzinger zum 60. Geburtstag)

### **Energetic aspects of the nest of the Blackbird *Turdus merula*: Thermal conductance, heat capacity and insulation in relation to abiotic factors and their influence on energy costs of breeding.**

- The experimental and theoretical bases of a system for measuring the insulating properties of bird nests, and their practical implementation, are described in detail.
- Ten blackbird nests were examined in this regard in the presence of wind at various velocities  $V_w$ .
- The dimensions of the investigated nests were as follows: inside radius  $47 \pm 1$  mm (range: 45-49 mm); outside radius  $86 \pm 7$  mm (84-105); wall thickness  $48 \pm 7$  mm (36-56); inside surface area  $140 \pm 10$  cm<sup>2</sup> (130-150); outside surface area  $570 \pm 90$  cm<sup>2</sup> (450-690); mass (dry)  $267 \pm 79$  g (186-427).
- The heat transfer coefficient  $k$  [W/m<sup>2</sup>K] had the following values, depending on the wind speed  $V_w$ :

$V_w$ 0.0 m/s:	$2.23 \pm 0.19$	(2.0 – 2.5)
$V_w$ 1.0 m/s:	$2.64 \pm 0.27$	(2.4 – 3.0)
$V_w$ 2.5 m/s:	$3.86 \pm 0.77$	(3.1 – 5.0)
- Within this range there is a linear relationship between the two quantities, described by:  
 $k = 2.13 + 0.66V_w$  ( $r^2 = 0.985$ ).
- The corresponding thermal resistances  $R_{th}$  [K/W] are as follows:

0.0 m/s:	$15.96 \pm 0.58$	(14.4 – 17.9)
1.0 m/s:	$13.54 \pm 0.67$	(12.2 – 14.8)
2.5 m/s:	$9.33 \pm 0.76$	( 7.4 – 11.7)
- $R_{th} = 1.20 - 0.10 V_w$  ( $r^2 = 0.998$ )
- Nests that act as good insulators in the absence of wind can in some cases insulate more poorly when there is a wind than do nests that are bad insulators in the absence of wind, and conversely!

- The total energy consumption of a brooding blackbird is lower than that of a non-brooding bird: the nest provides extra insulation, activity is greatly reduced, and the developing embryos provide additional heat energy, especially in the final phase of brooding.

**Key words:** *Turdus merula*, Blackbird, nest-insulation, nest-heat capacity, thermal conductance, energy consumption, thermoregulation

Roland Prinzinger und Frank-Oliver Kleiss; AK Stoffwechselphysiologie, Johann Wolfgang Goethe-Universität, Siesmayerstrasse 70, D-60323 Frankfurt am Main

## Inhaltsverzeichnis

	<b>Summary</b> .....	595
<b>1</b>	<b>Einleitung</b> .....	597
<b>2</b>	<b>Biologische Vorüberlegungen</b> .....	598
	2.1 Fragestellung .....	598
	2.2 Feuchtigkeit .....	598
	2.3 Wind .....	599
	2.4 Die Amsel und ihr Nest .....	599
<b>3</b>	<b>Theoretische Grundlagen, Material und Methoden</b> .....	599
	3.1 Physikalische Grundlagen .....	599
	3.2 Der Wärmedurchgang .....	600
	3.3 Meßprinzip .....	603
	3.4 Versuchsdurchführung .....	604
<b>4</b>	<b>Ergebnisse</b> .....	609
	4.1 Nestparameter .....	609
	4.2 Wärmedurchgangszahl und Wind .....	610
	4.3 Der Wärmedurchgangs-Widerstand .....	611
<b>5</b>	<b>Diskussion</b> .....	613
	5.1 Nestisolation .....	613
	5.2 Windeffekte .....	613
	5.3 Nestisolation und Körperisolation .....	616
	5.4 Nestisolation und Bebrütungskosten .....	617
	5.5 Stationäre thermoregulatorische Kosten .....	620
	5.6 Einfluß des Embryonalstoffwechsels .....	622
	5.7 Dynamische thermoregulatorische Kosten .....	622
	5.8 Nestbaukosten .....	625
	5.9 Energetische Kosten der Bebrütung .....	627
<b>6</b>	<b>Zusammenfassung</b> .....	628
<b>7</b>	<b>Literaturverzeichnis</b> .....	629

## 1 Einleitung

Vögel und Säuger sind endotherme Organismen und regeln ihre Körpertemperatur aktiv auf einem konstant hohen Niveau. Allerdings ist die Fähigkeit zur Thermoregulation nicht von Anfang an vorhanden, sondern wird erst im Laufe der Individualentwicklung erworben. Für den Verlauf dieser Entwicklung ist von Anfang an eine gewisse Mindesttemperatur unabdingbare Voraussetzung. Die Entwicklung findet - im Gegensatz zu Säugern - bei Vögeln von Anfang an außerhalb des Körpers der Mutter statt. Die notwendige Mindesttemperatur (nach WHITE & KINNEY 1974 findet unterhalb von 25-27 °C keine wesentliche Entwicklung mehr statt) müssen hier die Altvögel garantieren. Das bedeutet in aller Regel, daß sie Körperwärme an ihr Gelege abgeben müssen. Daraus resultiert nun aber ein thermoregulatorisches Problem für den Altvogel. Denn wenn man sich einmal vor Augen hält, wie hoch die energetischen Kosten zur Aufrechterhaltung der Körpertemperatur besonders bei kleinen Tieren sind, so kann man sich leicht vorstellen, daß Abgabe von Körperwärme den Altvogel energetisch teuer zu stehen kommen kann. Deshalb muß eine Lösung angestrebt werden, bei der die abgegebene Körperwärme möglichst gezielt dem Gelege zugute kommt und nicht überflüssigerweise in die Umwelt gelangt.

Eine Lösung ist der Bau eines Nestes, das durch seine Isolationswirkung Altvogel und Gelege sozusagen zu einer thermoregulatorischen Einheit verbindet. Diese Funktion erfüllt das Nest nicht nur während der Brutzeit, sondern bei Nesthockern auch noch nach dem Schlupf.

Daß es auch anders geht, zeigt beispielsweise der Kaiserpinguin (*Aptenodytes forsteri*): Obwohl seine Brutzeit in den harten antarktischen Winter fällt, kommt er ganz ohne Nest aus. Das Pinguinmännchen besitzt eine spezielle Brutfalte, in der es das einzige Ei alleine ausbrütet. Damit wird der Bebrütungsvorgang quasi analog zum Säuger ins Körperinnere verlegt. Die in den Tropen lebende Feenseeschwalbe (*Gygis alba*) bebrütet ihr einziges Ei ebenfalls ohne jegliches Nest in Astgabeln.

Andererseits kann der thermoregulatorische Beitrag des Nestes auch sehr groß sein, im Extremfall sogar so groß, daß die Eltern ihr Gelege nicht einmal mehr selbst ausbrüten müssen: Das Buschhuhn (*Alectura lathami*) legt seine Eier in einen riesigen Bruthügel, den es aus Pflanzenmaterial baut. Dieser Hügel wird durch die Atmungswärme verschiedener Mikroorganismen erwärmt, die das Pflanzenmaterial zersetzen. Ihre Wärmeproduktion kann aber auf Dauer nicht größer werden als die im selben Zeitraum aus dem Hügel abfließende Wärmemenge. Andernfalls würden sie sich schnell selbst schädigen. Die Isolationsfähigkeit des Hügels ist genau so bemessen, daß sich auf diese Weise eine Bruttemperatur von  $33 \pm 1$  °C einstellt. Diese kann ohne Zutun der Altvögel über mehr als sieben Monate konstant bleiben (SEYMOUR 1992).

Die Nestkonstruktion wirkt sich aber auch in nichtthermoregulatorischen Bereichen aus: Der Kaktuszaunkönig (*Campylorhynchus brunneicapillus*) lebt in Wüstenklimaten und ist daher mit großen tagesperiodischen Temperaturschwankungen konfrontiert. Er baut ein geschlossenes Nest, dessen Eingang er zur Hauptwindrichtung hin orientiert. So hat er es

nachts warm, tagsüber aber seinen eigenen Schatten, zusätzlich mit Windkühlung. Nur dank dieser Nestkonstruktion kann er Nistplätze in dornigem Gestrüpp wählen, die zwar guten Schutz vor Räubern, dafür aber kaum Schatten bieten (RICKLEFS & HAINSWORTH 1969).

Auch zwischen Nestkonstruktion und Verhalten bestehen Wechselwirkungen: So konnten beispielsweise WHITE & KINNEY (1974) an Prachtfinken zeigen, daß die Länge der Brutpausen, außer von der Außentemperatur, auch von der Isolationsfähigkeit des Nestes abhängt.

Andererseits sind mit dem Nest auch Nachteile verbunden. So kostet der Bau des Nestes Energie und ist nur dann möglich, wenn geeignetes Nistmaterial vorhanden ist. Ein (umfangreiches) Nest ist auch nicht immer, wie im Falle des Kaktuszaunkönigs, ein guter Schutz vor Nesträubern. Es kann diese im Gegenteil auch erst auf das Geleге aufmerksam machen.

Aus all diesen Gründen ist es interessant, die Eigenschaften der Nester verschiedener Vogelarten zu untersuchen. Dabei beschränken wir uns in dieser Arbeit auf die Isolations-eigenschaften und ihre Auswirkungen auf Thermoregulation und Energiehaushalt.

## 2 Biologische Vorüberlegungen

### 2.1 Zur Fragestellung

Ziel der Arbeit war, die Isolationseigenschaften von Nestern zu untersuchen. Dazu mußte eine Methode entwickelt werden, die es ermöglicht, diese Eigenschaften möglichst einfach und genau zu messen. Die verwendete Meßmethode ähnelt in einigen Teilen denen anderer Autoren (PALMGREN 1939; PRINZINGER 1992) und ist somit keine völlige Neuentwicklung, aber in wichtigen Teilen verbessert.

Es ist nicht möglich, die Isolationseigenschaften mit einem Meßwert zu beschreiben, der von Umwelteinflüssen unabhängig ist. Die wichtigsten davon sind Feuchtigkeit und Wind.

### 2.2 Feuchtigkeit

Feuchtigkeit begünstigt den Wärmetransport, da die Wärmeleitfähigkeit von Wasser etwa zwanzigmal größer ist als die von Luft. Zudem fallen feingliedrige Strukturen, wenn sie völlig durchnäßt sind, in sich zusammen, so daß die Isolation weiter vermindert wird. In der Praxis tritt dieser Fall aber selten ein, da es für den Vogel relativ einfach ist, einen regengeschützten Nistplatz zu wählen. Außerdem ist Regen meist ein eher kurzzeitiges Wetterereignis, so daß die Bedeutung der Feuchtigkeit für die Nestisolation geringer zu sein scheint, als man vielleicht auf den ersten Blick annehmen möchte. Dafür ist der technische Aufwand, in einem Nest längere Zeit einen definierten Feuchtigkeitsgehalt zu gewährleisten, umso größer.

## 2.3 Wind

Wind begünstigt den Wärmetransport durch Konvektion. Er scheint vor allem aus zwei Gründen für die Nestisolation wesentlich bedeutsamer zu sein: Wind ist ein viel häufigeres und länger andauerndes Wetterereignis als Regen. Zudem ist es für den Vogel viel schwieriger, sich vor Wind zu schützen. Man kann deshalb davon ausgehen, daß vor allem geringe Windgeschwindigkeiten die Nestisolation ständig beeinflussen. Die Untersuchung der Windwirkungen wirft zudem weniger meßtechnische Probleme auf, so daß alles dafür sprach, zuerst diesen abiotischen Faktor zu untersuchen.

Die thermoregulatorische und vor allem die energetische Bedeutung des Nestes kann man natürlich nicht allein von seiner Isolationsfähigkeit ableiten. Dazu benötigt man noch eine Vielzahl weiterer Informationen, die, soweit wie möglich, der Literatur entnommen wurden. Zu einigen in diesem Zusammenhang interessanten Aspekten fehlen jedoch bislang Untersuchungen, so daß wir in diesen Fällen auf eigene Annahmen angewiesen waren. Aus Zeitgünden konnten wir nur eine Vogelart untersuchen. Dies war aus praktischen Gründen die Amsel (*Turdus merula*):

## 2.4 Die Amsel und ihr Nest

Amselnester sind problemlos zu sammeln. Das ist wichtig, da nicht jedes Nest zur Untersuchung geeignet ist. Zudem war die Amsel auch schon früher Forschungsobjekt der Arbeitsgruppe. Dabei wurden auch für diese Arbeit interessante Parameter wie beispielsweise die Wärmedurchgangszahl und der Embryonalstoffwechsel bestimmt.

Das Nest selbst ist ein typisches Drosselnest: Die äußere Schicht des Nestes besteht aus kleinen Zweigen, Würzelchen und Moos, oft auch mit trockenen Blättern. Darauf folgt eine (winddichte!) erdige Mittelschicht. Innen ist die Nestmulde mit Würzelchen und feinen alten Halmen ausgepolstert.

Es gibt 2-3 Jahresbruten und die Amsel brütet etwa von Anfang März bis Juli. Das Gelege umfaßt 4-6 Eier. Das Weibchen brütet alleine. Nach 13 - 14 Tagen schlüpfen die Jungen als typische Nesthocker nackt und blind. Die Nestlingszeit beträgt 13 - 16 Tage (HOLEJER 1978).

# 3 Theoretische Grundlagen, Material und Methoden

## 3.1 Physikalische Grundlagen

Wärme wird auf drei Wegen transportiert: Wärmestrahlung, Wärmeleitung und Konvektion. Auf jedem der drei Wege wird die Wärmeübertragung in unterschiedlicher Weise durch Nestmaterial, Nestkonstruktion und Umweltbedingungen beeinflusst.

**Wärmestrahlung** ist elektromagnetische Strahlung, die ein Körper aufgrund seiner Temperatur aussendet und die von einem kühleren Körper absorbiert werden kann. Die Strahlungseigenschaften eines Nestes hängen von seinem Baumaterial ab, insbesondere von dessen Farbe. Für die Wärmeabgabe aus dem Nest spielt Temperaturstrahlung eine untergeordnete Rolle, weil der Vogel aufgrund seiner verhältnismäßig niedrigen Temperatur nur wenig Wärmestrahlung emittiert. Dennoch kann Wärmestrahlung für die Energiebilanz relevant werden, und zwar durch Aufnahme von Wärmeenergie von der Sonne. Insofern ist es in Fällen, in denen Nester regelmäßig strahlungsexponiert errichtet werden, auch sinnvoll, die Strahlungseigenschaften zu untersuchen. Das ist bei Amselnestern aber nicht der Fall, weshalb dieser meßtechnisch aufwendige Aspekt vernachlässigt wurde.

**Wärmeleitung** erfolgt innerhalb eines Stoffes von Molekül zu Molekül. Die Wärmeleitfähigkeiten sind Stoffkonstanten der verwendeten Nestbaumaterialien.

**Konvektion:** Hier wird Wärmeenergie durch Strömung eines erwärmten Mediums (Luft) übertragen. Ein erheblicher Anteil Wärme wird durch Konvektion aus dem Nest abgegeben. Wegen der lockeren Anordnung des Nestmaterials ist die Nestwand mehr oder weniger luftdurchlässig. Daher wird auch innerhalb der Nestwand ein Teil der Wärme durch Konvektion transportiert. Wind begünstigt dies. In welchem Ausmaß, hängt allein von der Nestkonstruktion und der Struktur der Oberflächen ab, aber nicht vom Baustoff selbst. Die folgende Untersuchung sollte allerdings einen einzigen Zahlenwert liefern, der die Wärmetransporteigenschaften eines Nestes möglichst vollständig charakterisiert. Um eine geeignete Größe zu finden und dementsprechend eine bestimmte Meßmethode auswählen zu können, muß zunächst der Wärmetransport durch eine Nestwand näher betrachtet werden.

### 3.2 Der Wärmedurchgang

Beim Wärmedurchgang durchquert die Wärmemenge  $Q$  in Form eines Wärmestroms die Nestwand. Die treibende Kraft ist die Temperaturdifferenz  $\Delta T$  zwischen Nest(innen)luft und Außenluft. Dieser Vorgang gliedert sich in drei Phasen:

- den Wärmeübergang auf die Nestinnenwand
- die Wärmeleitung durch die Wand
- den Wärmeübergang an die Außenluft

Beim **Wärmeübergang auf die Nestinnenwand** ( $Q_1$ ) wird Wärmeenergie von der warmen Nestluft auf die kühlere Nestinnenwand übertragen. Sie hängt von folgenden Faktoren ab:

- der Höhe der Temperaturdifferenz  $\Delta T$  [K]
- der Windgeschwindigkeit im Nest (im Nest direkt = 0)
- der Zeitdauer  $t$  [s], währenddessen der Übergang stattfinden kann
- der Größe der Übergangsfläche  $A$  [m<sup>2</sup>]
- der Grenzflächenströmung, die entsteht, wenn sich die Nestluft nahe der Nestwand abkühlt und absinkt.

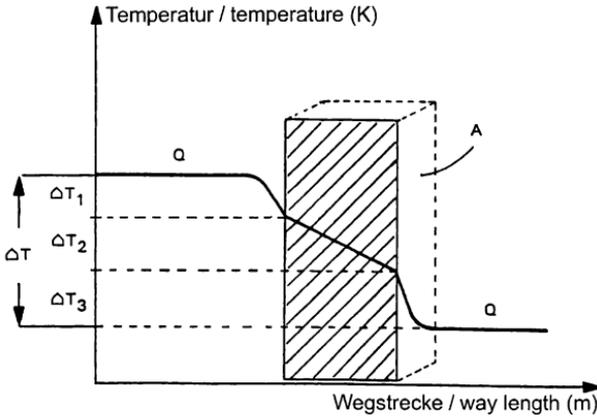


Abb. 1. Genereller Verlauf des Wärmetransports durch eine Wand.  
 Fig. 1. General aspects of heat transfer through a wall.

Für eine definierte Windgeschwindigkeit gilt unter stationären Bedingungen ( $\Delta T = \text{konstant}$ ):

$$(1) \quad Q_1 = \alpha_1 \cdot A \cdot t_1 \cdot \Delta T_1$$

Die Grenzflächenströmung hängt neben der Temperaturdifferenz  $\Delta T$  (nur) noch von der Windgeschwindigkeit und der Oberflächenbeschaffenheit der Nestwand ab. Der Wärmeübergangskoeffizient  $\alpha_1$  [ $\text{W}/\text{m}^2 \cdot \text{K}$ ] ist ein Maß für diese Oberflächeneigenschaften und daher eine für die Nestkonstruktion charakteristische Konstante.

Bei der **Wärmeleitung durch die Nestwand** ( $Q_2$ ) sind die Dicke  $D$  der Nestwand und die Wärmeleitfähigkeit  $\lambda$  des Wandmaterials die konstruktionsseitig bestimmenden Größen. Es gilt:

$$(2) \quad Q_2 = \frac{\lambda \cdot A \cdot t_2 \cdot \Delta T_2}{D}$$

Beim **Wärmeübergang an die Außenluft** ( $Q_3$ ) gilt:

$$(3) \quad Q_3 = \alpha_2 \cdot A \cdot t_3 \cdot \Delta T_3$$

Die Einflußgrößen, die den Wärmeübergangskoeffizienten  $\alpha_2$  bestimmen, haben andere Werte als in (1) deshalb ist  $|\alpha_1|$  und  $|\alpha_2|$  verschieden.

Der **(Gesamt-)Wärmedurchgangskoeffizient** ( $Q$ ): In der Technik ist es üblich und sinnvoll, die konstruktionsbedingten Konstanten  $\alpha_1$ ,  $\alpha_2$ ,  $D$  und  $\lambda$  einzeln zu ermitteln. Im

Rahmen der vorliegenden Untersuchungen brächte das aber keine Vorteile; diese Konstanten können zu einer einzigen zusammenfaßt werden. In allen drei Phasen des Wärmedurchgangs fließt immer derselbe Wärmestrom  $\Phi = Q/t$  [W]. Aus diesem Grunde gilt auch:

$$(4) \quad \Phi = Q/t = \alpha_1 \cdot A \cdot \Delta T_1 = \lambda \cdot D^{-1} \cdot A \cdot \Delta T_2 = \alpha_2 \cdot A \cdot \Delta T_3$$

Außerdem ist die Summe der einzelnen Temperaturdifferenzen gleich der gesamten Temperaturdifferenz; es gilt also:

$$(5) \quad \Delta T = \Delta T_1 + \Delta T_2 + \Delta T_3$$

so daß man auch schreiben kann:

$$(6) \quad \Delta T = \frac{Q}{t \cdot \alpha_1 \cdot A} + \frac{Q \cdot D}{t \cdot \lambda \cdot A} + \frac{Q}{t \cdot \alpha_2 \cdot A}$$

Wegen (4) läßt sich jetzt  $Q/(t \cdot A)$  ausklammern und den Klammerausdruck faßt man zu einer einzigen Konstanten zusammen und bezeichnet ihren Kehrwert als Wärmedurchgangskoeffizient  $k$ :

$$(7) \quad \frac{1}{k} = \frac{1}{\alpha_1} + \frac{D}{\lambda} + \frac{1}{\alpha_2}$$

Der gesamte Wärmedurchgang läßt sich jetzt mit der nachfolgenden einfachen Formel beschreiben:

$$(8) \quad Q = k \cdot A \cdot t \cdot \Delta T$$

Der Wärmedurchgangskoeffizient  $k$  [ $W/m^2 \cdot K$ ], häufig auch Wärmedurchgangszahl genannt, beschreibt also alle wichtigen, durch die Nestkonstruktion bedingten Faktoren des Wärmedurchgangs in der Summe ihrer Wirkungen. Daher ist er die für die Isolation der Nestwand charakteristische Größe und ist deshalb auch der Wert, der in der folgenden Untersuchung ermittelt wurde. Da der Wärmeübergangskoeffizient  $\alpha_2$  von der Windgeschwindigkeit abhängt, ändert sich auch die Wärmedurchgangszahl  $k$  entsprechend und muss dementsprechend berücksichtigt werden.

Die Nestwand ist kugelförmig gekrümmt. Demzufolge sind die Bezugsflächen  $A$  für die Wärmeübergänge die Wärmeleitung innen und aussen verschieden groß. Normalerweise berechnet man in diesem Fall eine mittlere Bezugsfläche  $A_m$  nach VDI-Wärmeatlas (1984):

$$A_m = (A_i \cdot A_a)^{0,5} \quad (\text{der Exponent } 0,5 \text{ entspricht } \sqrt{\quad})$$

In der biologischen Literatur wird allerdings immer die Nestinnenfläche als Bezugsfläche verwendet. Um unsere Ergebnisse mit denen anderer Autoren vergleichen zu können, haben wir deshalb auch so (unkorrekt) verfahren.

### 3.3 Meßprinzip

Wie aus Formel (8) leicht ersichtlich, ist  $k$  einfach zu ermitteln, wenn man den Wärmestrom  $\Phi = Q/t$  messen kann, der durch die Nestwand fließt:

$$(9) \quad k = \frac{Q}{A \cdot t \cdot \Delta T} = \frac{\Phi}{A \cdot \Delta T}$$

In unserer Meßapparatur verwenden wir einen elektrisch betriebenen Heizkörper (s.u.). In jedem stromdurchflossenen Leiter entsteht Wärme und die elektrische Energie wird dabei verlustfrei in Wärmeenergie umgewandelt:

$$(10) \quad Q = U \cdot I \cdot t = P \cdot t$$

Dabei ist	$Q$	=	entstehende Wärmeenergie [J]
	$U$	=	elektrische Spannung [V]
	$I$	=	elektrische Stromstärke [A]
	$P$	=	elektrische Leistung [W]
	$t$	=	Dauer des Stromflusses [s]

Mit dieser Gleichung kann man sehr einfach berechnen, wieviel Wärme vom Heizstromkreis abgegeben wird. Das entspricht aber noch nicht der Wärmemenge, die auch durch die Nestwand fließt. Denn einerseits befindet sich von allen Wärmeleitern nur der Heizwiderstand im Nest. Andererseits gibt es innerhalb des Stromkreises auch große Temperaturunterschiede, vor allem zwischen Heizwiderstand und Stromzuführung. Daher geht durch Wärmeleitung über das Anschlußkabel Wärme aus dem Nest verloren. Der Gesamtwirkungsgrad der Heizeinrichtung, bezogen auf den Versuchszweck, ist damit kleiner als 1.

Wieviel Wärme letztlich wirklich verloren geht, ist nicht einfach zu berechnen, weil einige Einflußgrößen, wie etwa der Wärmedurchgangswiderstand des Heizkörpers schwer zu bestimmen sind. Den Wirkungsgrad  $\eta$  des nachfolgend beschriebenen Messsystems bestimmten wir deshalb mit Hilfe einer Styroporhohlkugel mit bekannten Wärmetransporteigenschaften. Nach HERR (1989) gilt

$$(11) \quad \text{Wirkungsgrad } \eta = \frac{Q_n}{Q_a}$$

(dabei ist  $Q_n$  = Nutzenergie;  $Q_a$  = aufgewandte Energie).

### 3.4 Versuchsdurchführung

**Versuchsaufbau:** Die gesamte Meßapparatur befindet sich in einer Klimakammer, die die Aussen(Versuchs)temperatur von 20 °C auf  $\pm 1^\circ\text{C}$  konstant hält.

Ein Nestpaar (s. u.) umhüllt komplett einen wassergefüllten Glaskolben, in dem sich ein elektrisch betriebener Warmwasserheizkörper befindet (Abb. 2), ein in Sand gebetteter Heizwiderstand in einem Reagenzglas.

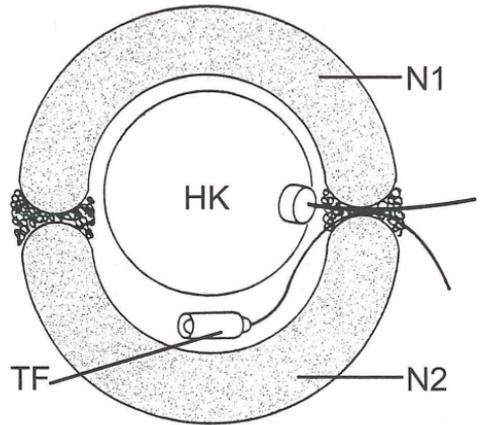


Abb. 2. Schnittbild durch ein Nestpaar.  
N1/N2 = Nester, HK = Heizkörper, TF =  
Temperaturfühler.

Fig. 2. Cross-section through a pair of nests as  
used in the experimental setting.

N1/N2 = nests, HK = heat system, TF =  
thermometer.

Abb. 2

In einem der beiden Nester liegt zwischen Nestwand und Heizkolben ein Temperaturfühler, der die Temperatur in der Nestmulde mißt. Ein Schutzrohr verhindert direkte Berührungen mit dem Heizkörper oder der Nestwand. Heizkörper und Temperaturfühler sind mit einem Steuergerät, dem sogenannten Nestwärmer, verbunden, der bereits für frühere Versuche (PRINZINGER 1992) konstruiert wurde. An diesem kann ein Sollwert für

die Nestlufttemperatur gewählt werden. Wir wählten für alle Versuche +38 °C. Sinkt die Nestlufttemperatur unter diesen Wert, dann schaltet ein Zweipunktregler den Heizkörper ein. Steigt sie über 38 °C, so schaltet er die Heizung aus.

Ein angeschlossener Schreiber (BBC Metrawatt SE 110) registriert die Zeitdauer, während der die Heizung im Versuch eingeschaltet ist.

Die Heizung hat drei am Steuergerät einzustellende Leistungen von konstant 2,71 W; 5,74 W oder 7,70 W. Diese Leistungsanforderungen wurden in Vorversuchen ermittelt.

Der im Versuch fließende, im Mittel aufgewendete Wärmestrom  $\Phi_a$  kann auf diese Weise leicht nach

$$\frac{\text{Heizleistung [J/s]} \cdot \text{Einschaltzeit [s]}}{\text{Versuchsdauer [s]}} = \frac{Q}{t} = \Phi_a$$

berechnet werden. Der durch das Nestpaar effektiv fließende Wärmestrom  $\Phi$  beträgt:

$$(12) \quad \Phi = \Phi_a \cdot \eta$$

Für die Messung bei verschiedenen Windgeschwindigkeiten wurde eine regelbare Windmaschine der Firma Leybold & Heraeus verwandt. Sie erzeugt, anders als etwa ein einfacher Propeller, durch eine spezielle Anordnung von Leitblechen eine nahezu geradlinig gleichförmige Luftströmung. Mit Hilfe eines thermischen Anemometers der Firma Wilhelm Lambrecht (Meßbereiche: 0 - 0,5 m/s und 0 - 15 m/s) ließ sich die Windgeschwindigkeit auf etwa  $\pm 0,1$  m/s genau einstellen.

**Vor- und Nachteile der Messmethode:** Der Hauptvorteil der beschriebenen Messmethode ist, dass die Nestlufttemperatur selbst gemessen und geregelt wird. Man kann deshalb davon ausgehen, daß die Temperaturdifferenz  $\Delta T$ , die die Grundlage der weiteren Berechnungen ist, auch tatsächlich zwischen beiden Seiten der Nestwand herrscht. Bei Verfahren, bei denen stattdessen die Wassertemperatur im Heizkörper geregelt wird (SKOWRON & KERN 1980; PRINZINGER 1992), ist die Nestlufttemperatur abhängig von Größe und Wärmetransporteigenschaften des Heizkörpers etwas niedriger als eben diese Wassertemperatur. Dadurch wird  $\Delta T$  etwas unterschätzt. Einige Autoren, wie beispielsweise PALMGREN (1939) oder WALSBURG & KING (1978a, b), berechnen den Wärmestrom aus der Abkühlungsgeschwindigkeit des Heizkörpers. Der Nachteil dieser Methode ist, dass die dabei stattfindenden Wärmetransportvorgänge instationär sind. Sie sind deshalb auch mit den einfachen Gleichungen des stationären Wärmetransports nicht exakt zu beschreiben. Diesen Nachteil vermeidet unsere Methode, bei der ständig eine konstante Temperaturdifferenz  $\Delta T$  zwischen beiden Seiten der Nestwand aufrecht erhalten wird.

Der Hauptnachteil der Meßapparatur ist, daß immer zwei Nester gleichzeitig gemessen werden müssen. Zwar entstehen auf diese Weise keine Meßfehler durch die sonst erforderliche Isolation der Nestoberseite, das Ergebnis ist aber immer ein Mittelwert aus zwei Nestern.

**Auswahl der (Paar)Nester:** Die Nester wurden alle im Raum Frankfurt in Parks, Friedhöfen und Gärten, möglichst direkt nach dem Ausfliegen der Jungvögel gesammelt. Ganz allgemein ist bei der Beurteilung der Meßergebnisse zu berücksichtigen, daß die Nester gebraucht, d.h. abgenutzt sind und nicht mehr die volle Isolationsfähigkeit besitzen, die sie zu Beginn der Brutperiode hatten. Das betrifft vor allem die empfindliche erdige Mittelschicht der Nester und wirkt sich daher vorwiegend bei der Windempfindlichkeit aus. Wichtig sind für die Beurteilung auch die Nestabmessungen. Die Wärmedurchgangszahl  $k$  ist, wie schon besprochen, eine flächenbezogene Größe. Bei ihrer Festlegung gingen wir von der vereinfachenden Annahme aus, dass das Amselnest ein halbkugelförmiges Gebilde und dementsprechend ein Nesterpaar eine Kugel darstellt.

Beim **Zuordnen der Nester zu Paaren** sollten die Nester eines Nestpaares möglichst ähnliche Isolationseigenschaften haben. Ob zwei Nester ähnliche Isolationseigenschaften haben, ist allerdings vor der Messung nicht leicht zu entscheiden. Wir orientierten uns an den Abmessungen und Gewichten der Nester sowie an Struktur und Zusammensetzung der Nestwand. Aber auch die Nestform, vor allem in Hinsicht auf den Rundschluß zwischen beiden Nestern, war ein wichtiges Entscheidungskriterium. Je nach Fragestellung könnten auch noch weitere Gesichtspunkte eine Rolle spielen. Erwartet man beispielsweise für Nester aus unterschiedlichen Höhenlagen, Klimazonen usw. Unterschiede in der Isolationsfähigkeit, dann müssen die Nester zusätzlich in entsprechende Gruppen zusammenfaßt werden, um später überprüfen zu können, ob signifikante Unterschiede bestehen. Auf diese Weise kann der prinzipielle Nachteil, daß keine einfache Einzelmessungen möglich sind, zumindest teilweise kompensiert werden.

**Windstärke und Windrichtung:** Es wurde bei Windgeschwindigkeiten von 1,0 m/s und 2,5 m/s gemessen. Dem entsprechen in etwa die Windstärken 1 und 2 auf der Beaufort-Skala, die man im Gelände auch ohne Geräte schätzen kann.

Windstärke 1 entsprechen 0,3-1,5 m/s Windgeschwindigkeit: Windrichtung wird nur durch den Zug von Rauch angezeigt, Windfahne bewegt sich nicht.

Windstärke 2 entsprechen 1,6-3,3 m/s Windgeschwindigkeit: Wind ist am Gesicht fühlbar, Blätter säuseln, Windfahne bewegt sich (CHRISTOFFER & ULBRICHT-EISSING 1989).

Neben seiner Stärke hat der Wind auch eine Richtung. Diese kann für die Messungen deshalb von Bedeutung sein, weil es in der Regel an jedem Nistplatz eine oder wenige lokale Hauptwindrichtungen gibt. Daher ist es sinnvoll, die Nester auch im Versuch von dieser Seite her anzublasen. Die wirkliche Hauptwindrichtung am Nistplatz herauszufinden und entsprechend am Nest zu markieren, ist aber sehr schwierig und aufwendig. Statt-

dessen gingen wir davon aus, daß die Seite, nach der ein Nest augenscheinlich am besten isoliert ist, der Hauptwindrichtung zugewandt ist. Nach dem eindrucksvollen Beispiel des Kaktuszaunkönigs (RICKLEFS & HAINSWORTH 1969) ist es sehr wahrscheinlich, dass Vögel allgemein auch abiotische Faktoren beim Bau ihrer Nester berücksichtigen. Auch SCHAEFER (1976) führt geographische Variationen der Nestkonstruktion beim Baltimoretrupial (*Icterus galbulla*) unter anderem auf unterschiedliche Windverhältnisse, Sonneneinstrahlung und Außentemperaturen am jeweiligen Nistplatz zurück.

**Messen des Wärmestroms:** Zur Wärmestrommessung wird ein Nestpaar, wie in Abbildung 2 dargestellt, zusammengesetzt und in ein Laborativ eingespannt. Den Spalt zwischen beiden Nestern wird mit Watte und einem 2,5 cm breiten Pappstreifen abgedichtet. Die Stativteile, die mit den Nestern in Berührung kommen, sind mit Moosgummischlauch isoliert, um unerwünschte Wärmeableitung zu vermeiden. Ein solches Nestpaar wurde dann etwa 5-6 Stunden lang gemessen. Dann wurde es auseinandergenommen, oberes und unteres Nest gegeneinander ausgetauscht und die Messung wiederholt. Der im Mittel aufgewendete Wärmestrom  $\Phi_{\text{ha}}$  einer einzelnen Nestpaarmessung ist der Mittelwert aus diesen beiden Teilmessungen. Wir bestimmten  $\Phi$  je Nestpaar und Windgeschwindigkeit mindestens fünfmal. D.h., pro Nest liegen mind. 10 Messungen über jeweils mind. 5 h vor.

**Wahl der Heizleistung:** Wie schon erwähnt, ist das Steuergerät für den Heizkörper ein Zweipunktregler. Durch die unvermeidliche räumliche Trennung von Wärmequelle und Temperaturfühler ergibt sich, abhängig von den Wärmetransporteigenschaften von Heizkörper und Nest, eine gewisse Trägheit des Systems. Diese Trägheit bewirkt, daß die Nestlufttemperatur periodisch um etwa  $\pm 1^\circ\text{C}$  schwankt. Abbildung 3 zeigt den näherungsweisen Verlauf von Temperatur und Heizleistung.

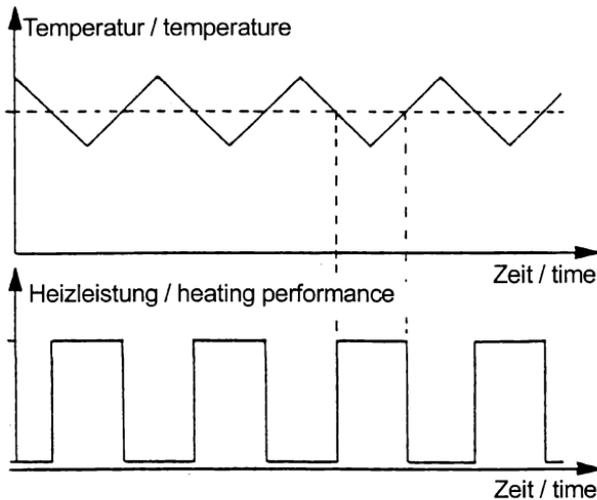


Abb. 3. Prinzipieller Verlauf von Temperatur und Heizleistung in der experimentellen Anordnung (nach WEBER 1973)

Fig. 3: General [time] course of temperature and heat power in the experimental setting.

Die Einschaltdauer der Heizung und damit auch der Temperaturverlauf im Nest hängt von der Wahl der Heizleistung ab. Näherungsweise ist eine Einschaltzeit von etwa 50 % anzustreben.

Mit den drei einstellbaren Heizleistungen wäre das bei einer Heizstufe von etwa 4,5 W der Fall gewesen. Unsere Messungen erfolgten konstruktionsbedingt alle mit 5,74 W (def. Heizwiderstand!). Die hierdurch entstehenden Fehler sind jedoch vernachlässigbar klein. Entsprechende Vorversuche zeigten, daß zwischen den bei Heizleistungen von 2,71 W und 5,74 W gemessenen Wärmeströmen im Rahmen der Meßgenauigkeit kein signifikanter Unterschied besteht.

Der **Wirkungsgrad der Heizung**  $\eta$  wurde mittels einer Styroporhohlkugel ( $r_i = 5,35$  cm,  $r_a = 7,75$  cm;  $A_i = 360$  cm<sup>2</sup>,  $A_a = 697$  cm<sup>2</sup>;  $A_{\text{mittel}} = 501$  cm<sup>2</sup>,  $D = 2,1$  cm) mit folgenden Wärmetransporteigenschaften bestimmt ( $\lambda = 0,036$  W/mK;  $\alpha = 8,1$  W/m<sup>2</sup>K; Bautabellen, 1982). Der Wärmedurchgangswiderstand  $R_{\text{th}}$  (1/k•A) ergibt sich aus diesen Werten zu:

$$R_{\text{th}} = 16,84 \text{ K/W}$$

(VDI-Wärmeatlas, 1984). Bei  $\Delta T$  von 18 K fließt dann ein Wärmestrom  $F_a$  von:

$$(13) \quad F_a = \frac{\Delta T}{R_{\text{th}}} = \frac{18}{16,84} = 1,069 \text{ W}$$

Der mit der Meßapparatur aufgewendete Wärmestrom  $F_n$  betrug bei Windstille und 7 Messungen im Mittel  $1,757 \pm 0,027$  W. Aus den beiden Werten ergibt sich ein Wirkungsgrad  $\eta$  zu:

$$\eta = \frac{Q_n}{Q_a} = \frac{1,069}{1,757} = 0,608$$

Um unnötige Fehler zu vermeiden, wurde die Wandstärke der Styroporkugel so gewählt, daß ihre Isolationseigenschaften (bei Windstille) nahezu denen einer Nestwand entsprechen (vgl. Tab. 2).

**Berechnen der Wärmedurchgangszahl:** Mit Hilfe des mittleren Wärmestroms  $\Phi$ , der Temperaturdifferenz  $\Delta T$  und der Bezugsfläche  $A$  ist es jetzt sehr einfach, die Wärmedurchgangszahl  $k$  für jedes einzelne Nestpaar zu errechnen:

$$(14) \quad Q = k \cdot A \cdot t \cdot \Delta T \quad \text{und daraus} \quad k = \frac{\Phi}{A \cdot \Delta T}$$

## 4 Ergebnisse

### 4.1 Nestparameter

In Tab. 1 sind die Maße der untersuchten Nester angegeben.

Tab. 1. Abmessungen und Trockenmassen der 10 untersuchten Nester.

Tab. 1. Morphological data and dry masses of the 10 investigated nests.

Parameter parameter	Innenradius inner radius [mm]	Aussenradius outer radius [mm]	Wandstärke Thickness [mm]	Innenfläche inner area [cm <sup>2</sup> ]	Aussenfläche outer area [cm <sup>2</sup> ]	mittl. Fläche mean area [cm <sup>2</sup> ]	Masse, tr. mass, dry [g]
Mittelwerte mean values	47	86	48	140	570	280	267
±SD	1	7	7	10	90	30	79
Bereich range	45-49	84-105	36-56	130-150	450-690	250-320	186-427

Die Nester unterscheiden sich nur wenig. Die Abweichungen betragen bei Radien und Wandstärke weniger als 15 %. Die bestehenden Unterschiede gehen dabei fast ausschließlich auf unterschiedliche Außenabmessungen zurück. Das ist natürlich auch zu erwarten, denn die Innenabmessungen ihres Nestes bemißt die Amsel nach relativ konstanten Faktoren, wie ihrer eigenen Körpergröße und der Größe des Geleges. Die Außenabmessungen hängen demgegenüber von variablen Faktoren ab, wie etwa der Beschaffenheit des Nistplatzes oder dem Lokalklima.

Am stärksten unterscheiden sich die Nester mit  $\pm 30\%$  in ihren Trockenmassen. Aber auch diese Unterschiede sind vergleichsweise gering, wenn man bedenkt, daß nach Untersuchungen von GAL (1967) Amselnester in rumänischen Eichen/Buchen-Mischwäldern auch 2-3 kg wiegen können. Die recht große Ähnlichkeit der Nester ist sicherlich in erster Linie darauf zurückzuführen, daß alle untersuchten Nester aus nahezu dem gleichen Lebensraum stammen.

Tab. 1 enthält zudem die aus den inneren und äußeren Radien berechneten inneren und äußeren Oberflächen der Nester, sowie die mittlere Fläche  $A_m$ , als mögliche Bezugsflächen

für die Wärmedurchgangszahl  $k$ . Aus Gründen der Vergleichbarkeit (vgl. Material und Methode) beziehen sich die folgenden Wärmedurchgangszahlen auf die Nestinnenfläche. Sie können aber mit Hilfe der Daten aus der Tabelle auch schnell auf andere Bezugsflächen umgerechnet werden.

#### 4.2 Wärmedurchgangszahl und Wind

Die Mittelwerte der Wärmedurchgangszahl  $k$  für alle 10 Nester in Abhängigkeit von der Windgeschwindigkeit sind in Tab. 2 und Abb. 4 aufgeführt.

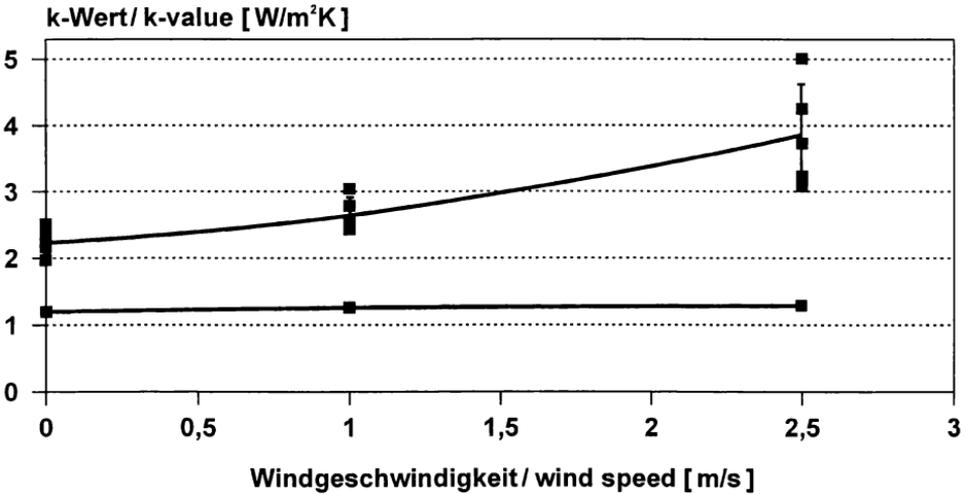


Abb. 4. Wärmedurchgangszahl  $k$  in Abhängigkeit von der Windgeschwindigkeit.

Fig. 4. Thermal resistance ( $R_n = 1/k \cdot A$ ) of 10 blackbird nests in relation to wind speed.

Tab. 2. Mittelwerte und Wertebereiche der Wärmedurchgangszahl  $k$  für alle 10 Nester in Abhängigkeit von der Windgeschwindigkeit.

Tab. 2. Mean and range of thermal conductance of 10 nests in relation to different wind velocities.

Windgeschwindigkeit wind velocity $V_w$ [m/s]	Wärmedurchgangszahl $k$ thermal conductance $k$ [W/m²K] $\pm$ SD	Bereich von $k$ range of $k$
0,0	2,23 $\pm$ 0,19	(1,99 $\pm$ 0,07) - (2,48 $\pm$ 0,06)
1,0	2,64 $\pm$ 0,27	(2,43 $\pm$ 0,15) - (3,04 $\pm$ 0,16)
2,5	3,86 $\pm$ 0,77	(3,08 $\pm$ 0,35) - (5,01 $\pm$ 0,22)

Die Windempfindlichkeit der einzelnen Nester ist recht unterschiedlich. Auch sagt die Isolationsfähigkeit eines Nestes bei Windstille wenig über seine Qualitäten unter Windeinfluß aus. Nester, die zu den windstabilsten gehören, können bei Windstille am schlechtesten isolieren und umgekehrt! Dazu zwei Beispiele:

Nestpaar 1/2 hatte bei Windstille den  $k$ -Wert 1,99 (Bestwert bei Windstille insgesamt) und bei 2,5 m/s den Wert 4,25 (zweitschlechtester Windwert, Steigerung 113 %); die korrespondierenden  $k$ -Werte für das Nestpaar 4/9 lauteten 2,48 (schlechtester Wert für Windstille insgesamt) bzw. 3,23 (zweitbesten Wert für 2,5 m/s Wind); Steigerung nur 30 %.

Die Wärmeabgabe nimmt mit steigender Windgeschwindigkeit exponentiell zu: Wind mit einer Geschwindigkeit von 1 m/s erhöht die Wärmedurchgangszahl von 2,23 W/m<sup>2</sup>K bei Windstille um etwa 17 % auf 2,64 W/m<sup>2</sup>K; Wind von 2,5 m/s aber bereits um 74 % auf 3,86 W/m<sup>2</sup>K.

Dennoch lässt sich mit einer linearen Korrelation der Zusammenhang beider Parameter im angegebenen Bereich ausreichend genau beschreiben; die damit errechenbaren Werte liegen alle klar innerhalb des durch die SD angegebenen Bereich:

$$k = 2,13 + 0,66 V_w \quad (r^2 = 0,985)$$

Die exponentielle Regression (halblogarithmisch) bringt somit für den alltäglichen Gebrauch keine wesentliche Verbesserung, wird der Vollständigkeit halber aber angegeben:

$$\lg k = 0,34 + 0,10 V_w \quad (r^2 = 0,990).$$

Die große Bedeutung des abiotischen Faktors Wind für die Thermoregulation ist unübersehbar. Besonders deshalb, weil selbst Windgeschwindigkeiten von 2,5 m/s keineswegs selten sind. Im Sammelgebiet der Nester beträgt sie im Jahresmittel etwa 3,2 m/s (Auskunft Deutscher Wetterdienst; Meßstelle Frankfurt/Flughafen; Höhe 10 m über Grund; Mittelwerte aus 1981-1990).

### 4.3 Der Wärmedurchgangswiderstand

Nicht für alle Berechnungen ist es sinnvoll, den Wärmestrom  $\Phi$  auf eine Durchgangsfläche zu beziehen. In diesen Fällen verwendet man statt der Wärmedurchgangszahl  $k$  den Wärme(durchgangs)widerstand  $R_{th}$ :

$$(15) \quad R_{th} = \frac{1}{k \cdot A}$$

Dazu ist es nicht nötig, die Wärmedurchgangszahl  $k$  zu kennen. Er kann auch direkt nach dem Ohmschen Gesetz der Wärmelehre

$$(16) \quad R_{th} = \frac{\Delta T}{\Phi}$$

berechnet werden. Diese Wärmedurchgangswiderstände sind in Tab. 3 und Abb. 5 aufgeführt.

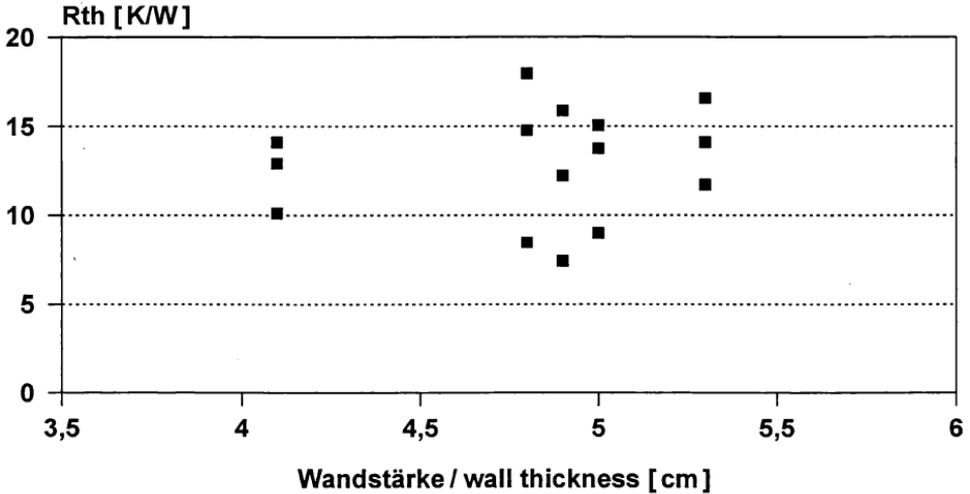


Abb. 5. Wärmedurchgangswiderstände in Abhängigkeit zur Nestwand-Dicke.

Fig. 5. Thermal resistance of 10 blackbird nests in relation to thickness of nest walls.

Tab. 3. Mittelwerte der Wärmedurchgangswiderstände ( $R_{th} = 1/k \cdot A$ ) [K/W] für alle 10 Nester in Abhängigkeit von der Windgeschwindigkeit.

Tab. 3. Mean thermal resistance ( $R_{th} = 1/k \cdot A$ ) [K/W] of 10 nests in relation to different wind velocities.

Windgeschwindigkeit wind velocity $V_w$ [m/s]	Wärmewiderstand $R_{th}$ thermal resistance $R_{th}$ [K/W] $\pm$ SD	Bereich von $R_{th}$ range of $R_{th}$
0,0	15,96 $\pm$ 0,58	(14,41 $\pm$ 0,35) - (17,95 $\pm$ 0,66)
1,0	13,54 $\pm$ 0,67	(12,20 $\pm$ 0,65) - (14,75 $\pm$ 0,95)
2,5	9,33 $\pm$ 0,76	(7,41 $\pm$ 0,72) - (11,72 $\pm$ 1,27)

Die korrespondierenden Regressionen lauten wie folgt:

$$R_{th} = 16,05 - 2,66 V_w \quad (r^2 = 0,998) \quad \text{bzw. (halblogarithmisch)}$$

$$\lg R_{th} = 1,20 - 0,10 V_w \quad (r^2 = 0,998).$$

Auch hier ist die lineare Regression für einfache Abschätzungen voll ausreichend.

## 5 Diskussion

### 5.1 Nestisolation

Trotz der wichtigen Rolle, die die Nestisolation für die Bebrütung spielt, war sie bislang nur Gegenstand sehr weniger Untersuchungen. Die ersten Ergebnisse veröffentlichten PALMGREN & PALMGREN (1939). Bis heute sind sie die einzigen, die auch den Einfluß des Windes untersucht haben. Weil dies außerdem die einzige größere Untersuchung zu einheimischen Vogelarten ist, haben wir für Vergleichszwecke aus ihren Ergebnisse die Wärmedurchgangszahlen der Nester berechnet (Tab. 4).

Hinsichtlich der Vergleichbarkeit der beiden Datenreihen von der vorliegenden Untersuchung sind Vorbehalte angebracht, weil jeder Autor mit einer anderen Methode gemessen hat. Zumindest aber wird in dieser Aufstellung deutlich, wie unterschiedlich die Nestisolation im Einzelfall sein kann. Das Amselnest isoliert im Vergleich zu den übrigen Arten aber ausgesprochen gut.

### 5.2 Windeffekte

Die Windeffekte der einzelnen Nester variiert stark. Wind von etwa 1-2 m/s erhöht die Wärmedurchgangszahl beim Schilfrohrsänger (*Acrocephalus schoenobaenus*) nur um 13 %. Bei der Gartengrasmücke (*Sylvia borin*) aber um 101 %. Im Mittel beträgt die Zunahme etwa 53 % (PALMGREN & PALMGREN 1939). Also schon recht geringe Windgeschwindigkeiten sind ein energetisch bedeutsamer Faktor.

Die für das Amselnest gemessenen Werte sind wegen der variablen und damit ungenauen Angabe der Windgeschwindigkeit bei Palmgren & Palmgren (1939) nur schwer zu vergleichen. Bei 1,5 m/s beträgt  $k$  bei der Amsel  $3 \text{ W/m}^2\text{K}$ , was eine Zunahme gegenüber Windstille von 35 % bedeutet. Damit wäre das Amselnest weniger windempfindlich als der Durchschnitt der von PALMGREN & PALMGREN (1939) untersuchten Nester, was wegen der erdigen Mittelschicht der Nestwand auch erwartet wird.

Tab. 4. Wärmedurchgangszahl  $k$  von Nestern von verschiedenen Vogelarten in Abhängigkeit vom Wind  $V_w$  nach Daten von PALMGREN & PALMGREN (1939).

Tab. 4. Thermal conductance  $k$  of nests of different bird species in correlation to wind speed  $V_w$  based on data of PALMGREN & PALMGREN (1939).

Art (species)	$k$ [W/m <sup>2</sup> K]	
	$V_w = 0$	$V_w = 1-2$ m/s
<i>Chloris chloris</i> (Grünfink)	3,61	4,43
<i>Carduelis cannabina</i> (Bluthänfling)	5,13	6,68
<i>Carpodacus erythrinus</i> (Karmingimpel)	4,98	9,17
<i>Loxia curvirostra</i> (Fichtenkreuzschnabel)	4,52	5,75
<i>Fringilla coelebs</i> (Buchfink)	4,65	5,86
<i>Fringilla montifringilla</i> (Bergfink)	3,98	4,96
<i>Emberiza citrinella</i> (Goldammer)	5,01	8,66
<i>Aegithalos caudatus</i> (Schwanzmeise)	3,53	-
<i>Lanius collurio</i> (Neuntöter)	3,99	6,03
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i> (Schilfrohrsänger)	3,84	4,35
<i>Hippolais icterina</i> (Gelbspötter)	4,20	5,36
<i>Sylvia borin</i> (Gartengrasmücke)	5,97	12,0
<i>Sylvia atricapilla</i> (Mönchsgrasmücke)	6,21	9,24
<i>Sylvia communis</i> (Dorngrasmücke)	6,33	9,28
<i>Sylvia curruca</i> (Klappergrasmücke)	5,42	8,76

In neuerer Zeit haben sich in größerem Umfang nur SKOWRON & KIERN (1980) sowie PRINZINGER (1991) mit der Nestisolation näher auseinandergesetzt. Ihre Werte sind in Tab. 5 aufgelistet.

Tab. 5. Wärmedurchgangszahlen  $k$  ( $V_w = 0$ ) von Nestern von verschiedenen Vogelarten nach Daten von SKOWRON & KERN (1980) sowie PRINZINGER (1991).

Tab. 5. Thermal conductance  $k$  ( $V_w = 0$ ) of nests of different bird species based on data of SKOWRON & KERN (1980) sowie PRINZINGER (1991).

Art (species)	$k$ [W/m <sup>2</sup> K]	n
I. SKOWRON & KERN (1980)		
<i>Lanius ludovicianus</i> (Louisianawürger)	3,74	6
<i>Merula migratoria</i> (Wanderdrossel)	3,53	6
<i>Agelaius phoeniceus</i> (Rotschulterstärling)	4,75	6
<i>Zonotrichia leucophrys</i> (Dachsammerfink)	4,37	19
<i>Passerella melodia</i> (Singammer)	6,15	6
<i>Icterus galbula</i> (Baltimoretrupial)	5,53	6
<i>Dumetella carolinensis</i> (Katzendrossel)	4,62	6
<i>Dendroica petechia</i> (Goldwalsänger)	4,45	2
<i>Pinicola enucleator</i> (Fakengimpel)	12,35	4
<i>Spizella pusilla</i> (Feldammer)	9,95	5
II. PRINZINGER (1991)		
<i>Turdus merula</i> (Amsel)	1,94	9*
<i>Sylvia atricapilla</i> (Mönchsgrasmücke)	11,4	2
<i>Sylvia borin</i> (Gartengrasmücke)	9,1	7
<i>Carduelis chloris</i> (Grünfink)	10,2	2
<i>Phoenicurus ochruros</i> (Hausrotschwanz)	8,3	1
<i>Serinus serinus</i> (Girlitz)	9,1	2
<i>Carduelis carduelis</i> (Stieglitz)	16,4	1

\* von dieser Arbeit unabhängige Messungen

### 5.3 Nestisolation und Körperisolation

Der Vogel muß zum Brüten seine Körperisolation zumindest stellenweise aufgeben (z. B. Brutfleck). Deshalb ist es naheliegend, die Wärmedurchgangszahlen von Vogel und zugehörigem Nest zu vergleichen (Tabelle 6):

Tab. 6. Wärmedurchgangszahl  $k$  von Vogel und Nest im Vergleich. Vogel­daten aus ASCHOFF (1981) und PRINZINGER (1991).

Tab. 6. Comparison of thermal conductance  $k$  of birds and its nest.

Art (species) [W/m <sup>2</sup> K]	k-Nest (nest) [W/m <sup>2</sup> K]	k-Tier (bird)
<i>Agelaius phoeniceus</i> (Rotschulterstärling)	4,75	2,68
<i>Emberiza citrinella</i> (Goldammer)	5,01	1,65
<i>Fringilla montifringilla</i> (Bergfink)	3,98	2,58
<i>Loxia curvirostra</i> (Fichtenkreuzschnabel)	4,52	2,84
<i>Passerella melodia</i> (Singammer)	6,15	2,14
<i>Zonotrichia leucophrys</i> (Dachsammer)	4,37	1,93
<i>Turdus merula</i> (Amsel)	2,23	2,63

Auch aus den wenigen Daten, die zur Verfügung stehen, wird eines deutlich: Die Wärmedurchgangszahlen der Nester sind in der Regel größer als die Wärmedurchgangszahlen der Vögel bezogen auf ihre Körperoberfläche. Das heißt aber nicht, daß die Nester dadurch nicht in der Lage wären, den Wärmeverlust durch die verminderte Körperisolation voll auszugleichen. Der Grund hierfür ist die Tatsache, daß die vom Nest umschlossene Körperoberfläche meist wesentlich größer ist als derjenige Teil der Körperoberfläche, auf dem der Vogel seine Isolation zum Brüten aufgibt. Daher sind neben der Isolationsfähigkeit der Nestwand vor allem Nestform und Nestgröße für den thermoregulatorischen Wert des Nestes entscheidend.

So weist beispielsweise das Nest des Fichtenkreuzschnabels (*Loxia curvirostra*) keine überdurchschnittliche Isolationsfähigkeit auf, obwohl er meistens im Winter brütet. Es ist aber sehr tiefmuldig und zudem unter überhängenden Zweigen von Nadelbäumen angebracht

(HOEIJER 1978). Nestisolation und Körperisolation summieren sich so auf großen Teilen der Körperoberfläche und die geschickte Wahl des Nistplatzes vermindert die Wärmeabgabe noch zusätzlich. Dieses Beispiel zeigt, daß vergleichende Untersuchungen nicht einfach sind. Die Aussagekraft der Nestisolation für sich alleine ist zu gering, weil die Wechselwirkungen mit anderen Faktoren zu groß sind. Wie wichtig die Nestisolation sein kann, läßt sich viel besser am Einzelfall beurteilen. Im folgenden Teil der Diskussion legen wir deshalb dar, wie sich die Nestisolation auf die thermoregulatorischen und energetischen Kosten der Bebrütung speziell der Amsel auswirkt, da wir von dieser Art relativ viel eigene Untersuchungsdaten haben.

#### 5.4 Die Rolle der Nestisolation und Bebrütungskosten

Die Frage der energetischen Kosten des Bebrütens wird in der Literatur recht kontrovers diskutiert. Die Autoren gehen dabei von zwei grundsätzlich unterschiedlichen Definitionen des Begriffes „Bebrütungskosten“ aus. Dementsprechend unterschiedlich sind auch ihre Lösungsansätze und die damit erzielten Ergebnisse:

KLENDEIGH (1963) bezieht den Begriff „Kosten“ allein auf die energetische Ausgabenseite der Bebrütungssituation. Er hat dafür folgende Formel aufgestellt (Umrechnung auf SI-Einheit J durch die Autoren;  $1 \text{ cal} \hat{=} 4, 18 \text{ J}$ ):

$$(17) \quad \text{Gesamtbebrütungskosten in Joule} = n \cdot w \cdot h \cdot b \cdot (t_c - t_{na}) \cdot i \cdot (1 - c \cdot a) \cdot 4, 18$$

Dabei ist

- n = Anzahl der Eier
- w = mittlere Eimasse [g]
- h = Abkühlungsrate der Eier in °C pro Stunde und pro °C Temperaturdifferenz zwischen Ei- und Nestlufttemperatur
- b = spezifische Wärmekapazität der Eier [cal/g°C]
- t<sub>c</sub> = mittlere Temperatur der Eier im Nest während des gesamten Versuches [°C]
- t<sub>na</sub> = mittlere Nestlufttemperatur [°C]
- i = Zeitintervall [h], auf das sich die berechnete Wärmemenge beziehen soll; i.d.R. Bebrütungszeit
- c = vom Vogel bedeckte Gelegeoberfläche [%]
- a = Zeitanteil, währenddessen der Vogel brütet [%]

In dieser (komplizierten) Formel versucht Kendeigh, einen Teil der Kosten direkt zu messen und berechnet die vom Gelege im Nest während eines beliebigen Zeitraums abgegebene Wärmemenge. Da der Vogel diese Wärmemenge dem Gelege immer zuerst zuführen muß, bezeichnet er sie als Bebrütungskosten (KLENDEIGH, 1963, 1973). Die Effizienz der

Wärmeübertragung zwischen Vogel und Gelege schätzt er z.B. beim Hauszaunkönig (*Troglodytes aedon*) auf etwa 75 %.

Den energetischen Nutzen der Bebrütungssituation durch Verhalten, Nestkonstruktion, Nistplatz usw. berücksichtigt KENDEIGH damit nur in seiner Auswirkung auf den Wärmebedarf des Geleges und nicht auf den Gesamtenergiebedarf des Vogels. Dementsprechend kommt er auch bei seinen Untersuchungen beim Hauszaunkönig (KENDEIGH 1963), bei der Silbermöwe (*Larus argentatus*) und beim Zebrafink (*Taeniopygia guttata*) (KENDEIGH 1973) zu dem Schluß, dass Brüten fast immer mit zusätzlichen Energiekosten verbunden sei. Denn die Wärmemenge, die der im Nest ruhende Vogel ohnehin aufgrund seines normalen Stoffwechsels als Nebenprodukt produziert, reiche nur bei hohen Außentemperaturen aus, um den errechneten Wärmebedarf des Geleges zu decken.

Die gleiche Vorstellung vom Begriff der Bebrütungskosten hat auch MERTENS (1980). Er benutzt allerdings eine wesentlich einfachere und genauere Meßmethode. Er mißt die gesamte Wärmeproduktion eines Vogels im Nistkasten, indem er die ganze Wandfläche mit Wärmestrommeßplättchen bestückt. Mit dieser Methode wurde die Wärmeabgabe der Kohlmeise (*Parus major*) während der Nacht eine ganze Saison lang von Beginn des Nestbaues bis zum Ausfliegen der Jungen untersucht. Er zeigt darin, daß die Wärmeabgabe der brütenden Kohlmeise bei gleicher Außentemperatur etwa eineinhalb bis doppelt so groß ist wie diejenige, einer im Nistkasten nur auf dem Nest ruhenden. Auch MERTENS zieht daraus den Schluß, daß die Bebrütung mit energetischen Mehrkosten für den Vogel verbunden sein muß.

Zu ähnlichen Schlüssen kommt auch BIEBACH (1977, 1979): Er untersucht die Frage nach der Höhe der Bebrütungskosten durch vergleichende Sauerstoffverbrauchsmessungen an Staren (*Sturnus vulgaris*). Dazu mißt er dieselben Starenweibchen jeweils brütend, d. h. im Nistkasten mit Nest und Gelege, und nichtbrütend, d. h. im Nistkasten ohne Nest und Gelege, bei verschiedenen Umgebungstemperaturen. Auch BIEBACH führte alle Messungen (nur) nachts durch. Dabei stellt er fest, dass sich im Bereich der Thermoneutralzone von etwa 12-22 °C der Energieverbrauch brütender und nichtbrütender Stare nicht unterscheidet. Im Temperaturbereich zwischen 12°C und -10°C haben die brütenden Stare aber einen um etwa 25-30 % erhöhten Energieumsatz. BIEBACH (l.c.) sieht in diesem Anstieg die Energiekosten des Brütens. Er berücksichtigt aber im Gegensatz zu KENDEIGH (l.c.) und MERTENS (l.c.) den Einfluß des Nestes, genauer der Nistkastenauspolsterung auch für den Energieumsatz des Vogels und damit also auch einen einzelnen Nutzenfaktor der Bebrütungssituation.

Eine ganz andere Auffassung von den Kosten des Brütens vertreten WALSBERG & KING (1978). Sie entwickelten ein sehr detailliertes Wärmestrommodell des Vogel-Gelege-Nest-Komplexes. Dieses Modell beschreibt die möglichen Wege des Wärmetransportes durch Strahlung, Leitung und Konvektion innerhalb dieses Komplexes und zwischen diesem und der Umgebung (Abb. 6).

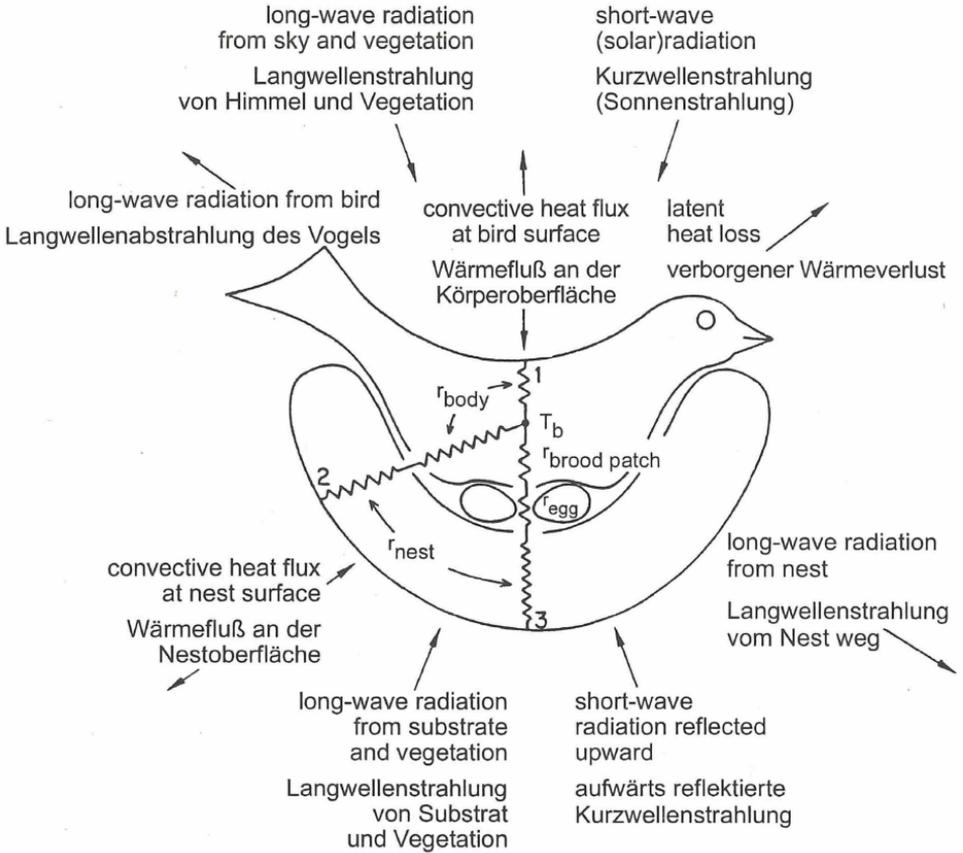


Abb. 6

Abb. 6. Wärmestromschema zwischen Umwelt, Nest und brütendem Vogel nach WALSBERG & KING (1978b)

Fig. 6. Scheme of heat flux between nest, environment and breeding bird (after WALSBERG & KING 1978b)

In zum Teil aufwendigen Freiland- und Labormessungen untersuchen sie die Strahlungs- und Windexposition am Nistplatz im Tagesverlauf, die Eitemperaturen, Strahlungseigenschaften des Gefieders und die Wärmetransporteigenschaften des Nestes. Für darüber hinaus benötigte Größen verwenden sie Literaturwerte oder setzen Schätzwerte ein. Mit Hilfe dieser Werte berechnen sie den Tagesverlauf der Stoffwechselleistung für einen brütenden Vogel und für einen zur selben Zeit in der Nähe des Nestes ruhenden Vogel.

Nach ihren Untersuchungen ist der Energieverbrauch einer brütenden Dachsammer (*Zonotrichia leucophrys*) gemittelt über 24 Stunden etwa 15% niedriger als bei einer ruhenden (WALSBERG & KING 1978a). Für den Rotschulterstärling (*Agelaius phoeniceus*) und den Weidentyrann (*Empidonax traillii*) beträgt die Energieeinsparung etwa 10-11 % (WALSBERG & KING 1978b). Die Autoren weisen ausserdem daraufhin, daß brütende Vögel weniger aktiv sind als nichtbrütende und schon allein dadurch zusätzlich Energie einsparen.

„KENDEIGH-Anhänger“ können zwar für sich in Anspruch nehmen, daß ihre Definition die korrektere ist. Ihr Nachteil ist allerdings, daß man mit ihrer Hilfe nur wenig über die Probleme des Brütens an sich bei einer Vogelart oder bei Vögeln allgemein aussagen kann. Nach dieser Definition ermittelte Bebrütungskosten sind ja nur ein einzelner Meßwert in diesem Gesamtzusammenhang. Wollte man Aussagen über den gesamten Energiehaushalt des Vogels machen, so müßte man zusätzlich Untersuchungen zum „Bebrütungsnutzen“ und zu „sonstigen Kosten“ machen. Aber gerade Aussagen auf der Ebene des Gesamtenergiehaushaltes interessieren besonders, weil dabei die Wahrscheinlichkeit auf allgemeine Zusammenhänge zu stoßen, erheblich größer ist und weil sie auch für das Leben der betreffenden Arten bedeutsamer sind. Für solche Zwecke eignet sich aber der detaillierte KENDEIGH-Ansatz weniger. Bei ihm besteht die Gefahr, sich an für die eigentliche Aussage unnötigen Details festzubeissen, die zudem überflüssige Fehler verursachen. Man vergleiche hier nur einmal die Meßmethoden von KENDEIGH und MERTENS: Von zahlreichen Faktoren der Kendeigh-Formel müssen einige mit viel Aufwand ermittelt werden, andere kann man gar nur schätzen. Mertens kommt dagegen ohne Kenntnis aller dieser Faktoren und mit einfacheren Mitteln zu letztendlich genaueren Ergebnissen. Damit wird KENDEIGH - wenn man so will - unfreiwillig zum Opfer seines Strebens nach Präzision.

Im folgenden betrachten wir deshalb der Definition von WALSBERG & KING folgend die Bebrütungskosten unter dem Aspekt des gesamten Energiebedarfs der Amsel während dieser Lebensphase.

### 5.5 Stationäre thermoregulatorische Kosten

Will man sich eine genaue Vorstellung von den Bebrütungskosten machen, dann benötigt man eine Vielzahl von Informationen. Diese sind in erster Linie:

- die Wärmetransporteigenschaften des Nestes
- die Wärmetransporteigenschaften des Amselkörpers
- abiotische Faktoren
- die embryonale Stoffwechselleistung

Kennt man die Wärmedurchgangszahl  $k_n$  des vom Nest bedeckten Körperbereichs der Amsel, so gilt als Gesamtwärmedurchgangszahl  $k_{ges}$  in diesem Bereich:

$$(18) \quad \frac{1}{k_{\text{ges}}} = \frac{1}{k_a} + \frac{1}{k_n}$$

berechnen. Diese Formel gilt nur, wenn sich beide Wärmedurchgangszahlen auf dieselbe Fläche  $A$  des Wärmedurchgangs beziehen (KUCHLING 1989). Da Amseloberfläche und Nestinnenfläche fast überall aneinandergrenzen, ist dies sicher der Fall.

Der für die Amsel ermittelte  $k_a$ -Wert von 2,63 W/m<sup>2</sup>K (PRINZINGER 1992) ist aber ein Durchschnittswert für die gesamte Körperoberfläche. Im Bereich des Geleges muß  $k_a$  beim Brüten aber wesentlich höher liegen. Nur so kann die Amsel dort eine Bebrütungstemperatur von 38 °C aufrecht erhalten, die nahezu ihrer eigenen Körpertemperatur in Ruhe von etwa 38-39 °C entspricht (PRINZINGER 1990). Wird aber der  $k_a$ -Wert in Formel (18) sehr groß, dann wird  $1/k_a$  sehr klein und die Gesamtwärmedurchgangszahl wird vor allem vom  $k$ -Wert des Nestes  $k_u$  bestimmt.

$$\frac{1}{k_{\text{ges}}} = \frac{1}{k_a} + \frac{1}{2,23} \cong \frac{1}{2,23} \quad \text{W/m}^2\text{K}; \quad (k_{\text{ges}} = 2,23 \text{ W/m}^2\text{K})$$

Diese Überlegung würde auch gelten, wenn sich etwa durch Wind der  $k_n$ -Wert erhöht. Denn dann müßte auch die Amsel ihren Wärmedurchgang entsprechend erhöhen, damit das Gelege nicht auskühlt.

Anders liegen die Verhältnisse außerhalb des Geleges. Hier hat die Amsel keinen Grund, ihre Körperisolation zu vermindern. Im Gegenteil, sie muß verhindern, daß Wärme aus dem Bereich des Geleges nach oben entweicht und sie wird sich daher soweit aufplustern, daß sie gut mit den Nestwänden abschließt. Ihr  $k$ -Wert wird hier sicher nicht unter dem Durchschnittswert von 2,63 W/m<sup>2</sup>K liegen. Daraus ergibt sich hier die Gesamtwärmedurchgangszahl zu:

$$\frac{1}{k_{\text{ges}}} = \frac{1}{2,63} + \frac{1}{2,23} = \frac{1}{1,21} \quad \text{W/m}^2\text{K}; \quad (k_{\text{ges}} = 1,21 \text{ W/m}^2\text{K})$$

Für den nicht vom Nest bedeckten Körperbereich bleibt nur übrig, den  $k_a$ -Durchschnittswert von 2,63 W/m<sup>2</sup>K zugrunde zu legen.

Geht man davon aus, dass die Körperoberfläche der Amsel zu etwa je einem Drittel vom Nest bedeckt wird bzw. sich im Bereich des Geleges befindet, so ergibt sich die mittlere Gesamtwärmeabgabe  $k_{\text{ges}}$  nach:

$$k_{\text{ges}} = \frac{2,23}{3} + \frac{1,21}{3} + \frac{2,63}{3} = 2,02 \text{ W/m}^2\text{K}$$

Damit entspricht die Gesamtwärmeabgabe der brütenden Amsel im Nest nur etwa 77 % derjenigen einer ruhenden Amsel ausserhalb des Nestes. Die thermoregulatorischen Mehrkosten, die auf den Wärmebedarf des Geleges zurückgehen, werden unter stationären Bedingungen von den Einsparungen durch die Isolationswirkung des Nestes damit aber auch mehr als ausgeglichen.

### 5.6 Einfluß des Embryonalstoffwechsels

In obiger Rechnung ist noch nicht die vom Embryo aufgrund seiner eigenen Stoffwechsellleistung abgegebene Wärmemenge berücksichtigt. Diese Stoffwechselleistung steigt im Verlauf der Bebrütung exponentiell stark an (OP DE HIPT & PRINZINGER 1992, PRINZINGER & DIETZ 1995, PRINZINGER, SCHMIDT & DIETZ 1995). Die mittlere Stoffwechselleistung über die gesamte Bebrütungsperiode beträgt 26,1 J/h. Dies entspricht 0,0072 W; für ein durchschnittliches Gelege von fünf Eiern sind dies dann 0,036 W. Davon werden etwa 60% (0,022 W) als „nutzbare Wärme“ nach aussen frei. Bei einer mittlere Temperatur von etwa 15 °C fließt von der brütenden Amsel ein Wärmestrom von

$$2,02 \text{ W/m}^2\text{K} \cdot 0,018 \text{ m}^2 \cdot 23 \text{ K} = 0,84 \text{ W}$$

ab. Durch die embryonale Wärmeproduktion vermindert sich dieser um weniger als 3 % auf 0,82 W. Sie spielt damit, zumindest bezogen auf die gesamte Brutzeit, eine untergeordnete Rolle. Gegen Ende der Bebrütungszeit, mit dem Ansteigen des Embryonalstoffwechsels, steigt dieser Anteil aber auf knapp 20 % an und reduziert den Verlust dann auf 0,67 W.

### 5.7 Dynamische thermoregulatorische Kosten

Bei der Amsel brütet nur das Weibchen. Es wird i.d.R. nicht vom Männchen gefüttert (STEPHAN 1985). Daher verläßt sie von Zeit zu Zeit das Nest, um Futter zu suchen. In diesen Brutpausen kühlen Gelege und Nest aus und müssen anschließend wieder aufgewärmt werden. Bei geschlossenen Nestformen und Nistkästen ist es mit der raffiniert einfachen Methode von MERTENS (1980) möglich, die aus dem Nest abfließende Wärmemenge kontinuierlich zu messen und so alle thermoregulatorischen Kosten auf einmal zu erfassen. Das ist aber bei offenen Nestkonstruktionen, wie dem Amselnest, nicht möglich. Hier müssen die Aufwärmkosten für das Gelege und das Nestmaterial einzeln untersucht werden.

#### Aufwärmen des Geleges

Bei Aufwärm- und Abkühlungsprozessen handelt es sich um instationäre Wärmetransportvorgänge, die sich normalerweise einer elementaren Betrachtung entziehen. Die Aufwärm-

kosten für das Gelege sind aber relativ leicht zu bestimmen, wenn man zur Vereinfachung annimmt, daß das gesamte Ei wegen seiner geringen Größe, seiner relativ guten Wärmetransporteigenschaften und der gleichmäßigen Temperatur in seiner Umgebung, gleichmäßig abkühlt und wieder aufgewärmt wird. Unter diesen Umständen hängt die benötigte Wärmemenge nur von drei Faktoren ab:

- der Wärmekapazität des Eies bzw. des Geleges
- der Temperaturspanne ( $T$  um die das Ei erwärmt werden muß)
- der Anzahl der Brutpausen

Die spezifische Wärmekapazität von Amsel eiern beträgt nach PRINZINGER (1992) im Mittel  $3,7 \text{ J/gK}$ , die mittlere Eimasse  $7,06 \text{ g}$ . Entsprechend beträgt dann die Wärmekapazität eines Eies im Mittel  $26,1 \text{ J/K}$  und die eines Geleges mit fünf Eiern rund  $130,6 \text{ J/K}$ .

Allerdings ist offenbar noch nicht untersucht worden, um welche Temperaturdifferenz ( $\Delta T$  ein Amselgelege nach einer Brutpause erwärmt werden muß und wovon dieser Wert abhängt. Auch über Häufigkeit und Länge der Brutpausen, etwa auch in Abhängigkeit zu abiotischen Faktoren, wie Außentemperatur und Wind, ist bisher nichts bekannt. Eine einzige Information gibt GAL (1967). Er beobachtete im Rahmen einer allgemeinen Untersuchung, daß das Amselweibchen nur einmal täglich das Nest zur Futtersuche verläßt. Um diese Fragen zu beantworten, muß man kontinuierliche Messungen der Eitemperaturen im Freiland durchführen. Mit Hilfe moderner Meßtechnik, wie etwa Temperatursensoren und Dataloggern, ist das relativ einfach. Die im Einzelfall benötigte Wärmemenge  $Q$  erhält man dann einfach nach

$$(19) \quad Q = \Delta T \cdot 130,6 \text{ J/K}$$

Aus dem Temperaturverlauf ist auch die Anzahl der Brutpausen zu ersehen (vgl. z.B. MÄCK 1998, PRINZINGER 1978, PRINZINGER, HUND & HOCHSIEDER 1979), so daß man leicht die gesamten Aufwärmkosten, beispielsweise für einen bestimmten Tag oder auch für die ganze Bebrütung, errechnen könnte.

#### Aufwärmen des Nestes

Die Aufwärmkosten für das Nest kann man dagegen mit einfachen Mitteln nur ungefähr abschätzen. Das hat folgende Gründe:

Das Nest wird nur an seiner Innenseite erwärmt, besonders stark im Bereich des Geleges. Die gesamte Außenfläche ist aber der Umgebungstemperatur ausgesetzt. Dadurch entsteht innerhalb der Nestwand ein Temperaturgradient, dessen Verlauf von den Wärmetransporteigenschaften der Nestwandmaterialien abhängt und dessen Steilheit von der Temperaturdifferenz  $\Delta T$  zu beiden Seiten der Nestwand bestimmt wird:

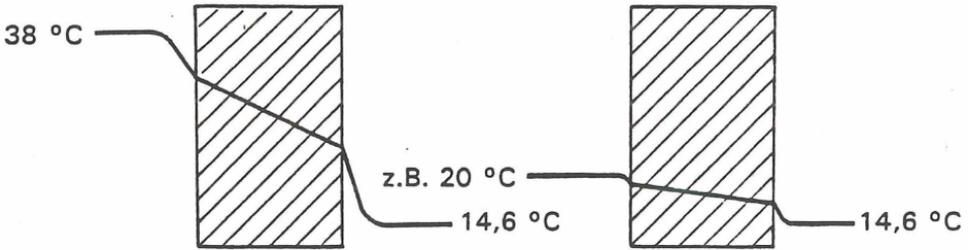


Abb. 7

Abb. 7. Prinzipieller Temperaturverlauf in der Mulde (links) und im Randbereich (rechts) eines Vogelnestes.

Fig. 7. General [time] course of temperature in the hollow (left) and in the range of the wall (right) of a bird nest.

Aufgrund dieser Temperaturverteilungen und den beteiligten Wärmekapazitäten ist in der Nestwand eine bestimmte Wärmemenge gespeichert. Wollte man diese etwa kalorimetrisch messen, so müßte man solche Temperaturverhältnisse in der Nestwand schaffen und zudem noch eine Vorstellung von der Nesttemperatur haben.

Auch dieses Problem ist offenbar noch nicht systematisch untersucht worden. Wir haben folgenden Lösungsvorschlag: Um wenigstens eine annähernd naturgetreue Temperaturverteilung im Nest zu erreichen, wäre als Amselmodell ein teilweise isolierter Heizkörper in das offene Nest zu legen:

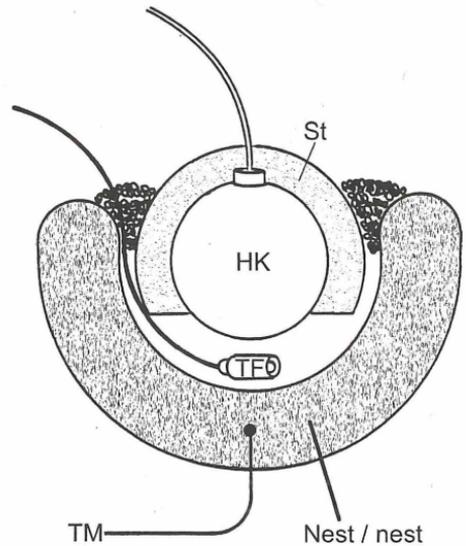


Abb. 8. Versuchsaufbau zur Erzeugung einer naturähnlichen Temperaturverteilung im Nest (Schnittbild).

St = Styropor-Halbkugel, TM = Nesttemperatur; sonstige Erklärungen siehe Abb. 2.

Fig. 8. Experimental [setup] to simulate a natural temperature distribution in the nest (cross-section). St = hemisphere of poly-styrene, TM = temperature of nest; other explanations see fig. 2.

Abb. 8

Die Wärmedurchgangszahl der Isolierung sollte in etwa der Wärmedurchgangszahl der Amsel von  $2,63 \text{ W/m}^2\text{K}$  entsprechen. Die nicht isolierte Fläche könnte, in Anlehnung an die Rechnung in 5.5, etwa ein Drittel der Körperoberfläche der Amsel, also ca.  $60 \text{ cm}^2$ , betragen. Bevor dann der Wärmeinhalt  $Q$  des Nestes im Kalorimeter gemessen werden kann, müßte es solange beheizt werden, bis sich ein stationärer Zustand einstellt, bei dem die Temperatur in der Nestmulde der Bebrütungstemperatur entspricht.

Das größere Problem besteht allerdings darin, eine sinnvolle Nesttemperatur ( $T_M$ ) zu messen, um die Temperaturdifferenz zu bestimmen, auf die die gemessene Wärmemenge bezogen werden muß. Denn wegen der Temperaturverteilung in der Nestwand und den unterschiedlichen Wärmetransport- und Wärmespeichereigenschaften der Materialien ist diese Temperatur nicht nur an jedem Punkt eine andere. Sie ändert sich auch beim Abkühlen bzw. Aufwärmen in unterschiedlicher Weise.

Will man den meßtechnischen Aufwand in vertretbaren Grenzen halten, dann kann man die Nesttemperatur trotzdem nur an einer Stelle messen. Dafür eignet sich die Mitte der Nestmulde, weil hier der Hauptteil der Wärme gespeichert wird. Folge davon ist, daß hier auch die größten Temperaturänderungen stattfinden. Der Meßfühler sollte in der Mitte des Wandquerschnittes platziert werden. Dort wirken sich die Einflüsse von beiden Seiten der relativ symmetrisch gebauten Nestwand gleichmäßig aus. Wegen der Isolierwirkung ist die Temperaturänderung an dieser Stelle der Nestwand am geringsten.

Mit dieser „mittleren“ Nesttemperatur  $T_m$  kann man jetzt mit Hilfe eines Kalorimeters eine „mittlere“ Wärmekapazität  $C_m$  ermitteln:

$$(20) \quad C_m = \frac{Q}{\Delta T_m}$$

Mißt man parallel zu den Eitemperaturen auch die „mittleren“ Nesttemperaturen im Freiland kontinuierlich kann man sich eine ungefähre Vorstellung von den Aufwärmkosten machen.

## 5.8 Nestbaukosten

Zu den thermoregulatorischen Kosten im weiteren Sinne gehören auch die Energiekosten zum Bau des Nestes. Auch diese Kosten muß das Weibchen tragen, denn es baut das Nest in der Regel alleine (STEPHAN 1985). Auch zu diesem Problem gibt es bislang keine Untersuchungen. BERNDT (1962) hat aber einmal eine einzelne Amsel beim Nestbau beobachtet und dabei festgestellt, daß sie dazu insgesamt etwa 20 h benötigt. In dieser Zeit verläßt sie etwa alle 2-3 min das Nest, um neues Baumaterial heranzuschaffen. Bis das Nest fertig ist, führt sie ca. 300 Materialflüge durch.

Die Nestbaukosten in diesem speziellen Fall kann man so einschätzen:

Der durchschnittliche Flugumsatz der Amsel ist mit

$$1,02 \cdot 70 \text{ g}^{0,730} = 22,7 \text{ mL O}_2/\text{min} = 453 \text{ J/min}$$

etwa zehnmal größer als ihr Ruheumsatz von

$$127 \cdot 70 \text{ g}^{0,723} = 2740 \text{ J/h} = 46 \text{ J/min}$$

(HART & BERGER 1972, PRINZINGER 1990). Dann kann man annehmen, daß die Flugkosten den weitaus größten Teil der Nestbaukosten ausmachen. Die Nistmaterialflüge sind zudem energetisch besonders teuer, weil sie sehr kurz sind: Die Amsel ist durchschnittlich nur 1,5 min abwesend. Bei kurzen Flügen wirkt sich aber die überdurchschnittlich energieaufwendige Start- und Landephase besonders stark aus. Außerdem verteuert auch der Transport des Nistmaterials selbst noch einmal die Flugkosten. Rechnet man die gesamte Zeit, in der die Amsel vom Nest abwesend ist als Flugzeit, gilt:

$$1,5 \cdot 300 = 450 \text{ min}$$

Dieser Flugzeit entsprechen Energiekosten in Höhe von:

$$450 \text{ min} \cdot 453 \text{ J/min} \cong 204 \text{ kJ}$$

über die Brutzeit von durchschnittlich 13 Tagen kommt das einer Wärmemenge von:

$$\frac{204 \text{ kJ}}{13 \text{ d}} = 15,7 \text{ kJ/d}$$

oder einem Wärmestrom von:

$$\frac{14600 \text{ J}}{86400 \text{ s}} = 0,18 \text{ J/s (w)}$$

gleich. Bei 14,6 °C verliert die brütende Amsel im Nest eine Wärmemenge von 0,83 J/s (vgl. 5.5). Berücksichtigt man die Baukosten im Sinne einer Wärmemenge, so würde sich dieser Betrag um 22 % auf 1,01 J/s erhöhen. Eine nicht brütende Amsel würde unter gleichen Umständen ohne Nest

$$2,63 \text{ W/m}^2 \cdot 0,018 \text{ m}^2 \cdot 23,4 \text{ K} = 1,11 \text{ J/s (w)}$$

verlieren. Also immer noch etwas mehr als die brütende Amsel.

Trotzdem erscheint der Anstieg der thermoregulatorischen Kosten durch die Nestbaukosten recht hoch. Man muß aber berücksichtigen, daß die Amsel ihr Nest manchmal auch für die zweite und eventuell dritte Jahresbrut wieder verwendet. Sie ersetzt dazu nur die innere Auspolsterung und bessert schadhafte Stellen aus (STEPHAN 1985).

Natürlich ist es nicht sinnvoll, aus diesem Einzelfall allgemeine Schlüsse ziehen zu wollen. Zu vermuten ist aber, daß die Nestbaukosten nicht hoch genug sind, um den thermoregulatorischen Spareffekt des Nestes beim Brüten ganz zu kompensieren.

## 5.9 Energetische Kosten der Bebrütung

Unter den Energiekosten der Bebrütung werden hier alle energetischen Kosten verstanden, die der Amsel während der 13 bis 14tägigen Bebrütung entstehen, ungeachtet dessen, zu welchem Zweck sie diese Energie im einzelnen aufwendet. Genau diese Kosten sind es schließlich auch, die die Amsel während dieser Zeit entweder durch Futteraufnahme oder durch Körperreserven decken muß und die somit entscheiden, ob die Bebrütung energetisch möglich ist oder nicht.

Wollte man wissen, ob Brüten in diesem Sinne energetisch teurer oder billiger ist als „normales“ Leben ohne „Verpflichtungen“, dann müßte man also die Energiekosten des gesamten Tagesablaufes in beiden Fällen untersuchen. Uns ist keine derartige Untersuchung bekannt und sie wäre sicher auch schwierig durchzuführen. Im Prinzip ist sie auch überflüssig, denn das Ergebnis steht nach allem bisher Gesagten eigentlich jetzt schon fest:

Nachts werden die Energiekosten der brütenden Amsel im Nest erheblich geringer als diejenigen einer ruhenden Amsel in gleicher Umgebung ohne Nest (vgl. 5.5). Tagsüber hätte die nichtbrütende Amsel, schon allein dadurch, daß sie auch oft an windexponierten Stellen sitzt, höhere Kosten. Der entscheidende Punkt ist aber, daß sie auch wesentlich aktiver ist, vor allem mehr fliegt (vgl. 5.8) und deshalb mehr Energie verbraucht. Demgegenüber dürften auch die Kosten durch Brutpausen, die der Amsel tagsüber zusätzlich entstehen, ebenso wie die Nestbaukosten, weit zurückbleiben.

Allerdings besagt allein die Tatsache, daß die Amsel beim Brüten offenbar deutlich weniger Energie verbraucht, noch lange nicht, daß es sich nicht trotzdem um einen energetisch kritischen Lebensabschnitt handeln kann!

Denn das Brüten kostet die Amsel ja nicht nur Energie im eigentlichen Sinne, sondern auch Zeit. Zeit, die sie nicht zur Futtersuche aufwenden kann. Sie ist also allein schon aus diesem Grunde gezwungen, während des Brütens Energie zu sparen und sich gegebenenfalls zu einem günstigen Zeitpunkt Reserven zu schaffen. In diesem Sinne kann man das Nest auch als eine „körperexterne“ Energiereserve ansehen: Die Amsel baut es zu einer Zeit, in der sie noch die Möglichkeit zu hoher Aktivität hat. Während des Brütens zehrt sie dann von dieser Reserve, indem sie durch sie Energie einspart. Das scheint uns ein sehr wichtiger Aspekt der Nestisolation zu sein, der aber mit einfachen Energiekostenberechnungen, wie sie hier angestellt würden, nicht zu erfassen ist!

Diese Anstrengungen, Energie zu sparen und Reserven zu schaffen, reichen möglicherweise noch nicht aus, den durch den Zeitaufwand für das Brüten entstehenden Energie-mangel auszugleichen. Das zeigen z. B. die Freilanduntersuchungen von MORSE (1968): Er beobachtete bei vier Waldsänger-Arten (Parulidae), daß die brütenden Weibchen während der Futtersuche pro Zeiteinheit ungefähr doppelt so viel Futter aufnehmen, wie die nicht-brütenden Männchen. Das ist natürlich nur bei einem entsprechenden Futterangebot möglich. Das heißt, die brütenden Weibchen benötigen, obwohl sie eine absolut gesehen geringere Futtermenge verbrauchen, doch eine höhere Futterdichte, um ihren Energiebedarf in der kurzen Zeit während der Brutpausen decken zu können!

Zwar sind diesbezüglich keine Daten über die Amsel bekannt. Man kann aber annehmen, daß man dieses Phänomen bei sehr vielen Vögeln beobachten kann. Denn eigentlich jeder Vogel, der alleine brütet, müßte das Interesse haben, Brutpausen kurz und damit die dynamischen Bebrütungskosten so klein wie möglich zu halten. Sicher ist das, neben der Aufzucht der Jungen, ein Hauptgrund weshalb Vögel meist in der Zeit des besten Nahrungsangebotes brüten.

Abschließend bleibt festzuhalten, daß die absoluten Energiekosten ein wichtiger Faktor sind, an dem sich entscheidet, ob Brüten möglich ist oder nicht. Wie hoch sie aber genau sind, kann erst nach weiteren Untersuchungen abschließend beurteilt werden. Mindestens ebenso entscheidend ist aber die Frage, ob die Amsel diese Kosten in der ihr während des Brütens zur Verfügung stehenden Zeit und mit dem vorhandenen Futterangebot decken kann. Daran ändert auch die Tatsache nichts, daß der Energieverbrauch während dieser Lebensphase ausgesprochen niedrig ist.

## Zusammenfassung

- Die experimentellen Grundlagen und deren Umsetzung für ein Mess-System für Isolationsmessungen an Vogelnestern werden ausführlich beschrieben.
- An 10 Amselnestern werden entsprechende Untersuchungen in Abhängigkeit von verschiedenen Windgeschwindigkeiten  $V_w$  durchgeführt.
- Die Abmessungen der benutzten Nester waren wie folgt: Innenradius  $47 \pm 1$  mm (Bereich: 45-49 mm); Aussenradius  $86 \pm 7$  mm (84-105); Wandstärke  $48 \pm 7$  mm (36-56); Innenfläche  $140 \pm 10$  cm<sup>2</sup> (130-150); Aussenfläche  $570 \pm 90$  cm<sup>2</sup> (450-690); Masse (trocken)  $267 \pm 79$  g (186-427).
- Die Wärmedurchgangszahl  $k$  [W/m<sup>2</sup>K] hatte folgende Werte:
 

$V_w$ 0,0 m/s:	$2,23 \pm 0,19$	$(2,0 - 2,5)$
$V_w$ 1,0 m/s:	$2,64 \pm 0,27$	$(2,4 - 3,0)$
$V_w$ 2,5 m/s:	$3,86 \pm 0,77$	$(3,1 - 5,0)$
- Im angegebenen Bereich läßt sich folgender linearer Zusammenhang beider Größen angeben:
 
$$k = 2,13 + 0,66V_w \quad (r^2 = 0,985).$$
- Die korrespondierenden Wärmewiderstände  $R_{th}$  [K/W] sind wie folgt:

0,0 m/s:	15,96 ± 0,58 (14,4 – 17,9)
1,0 m/s:	13,54 ± 0,67 (12,2 – 14,8)
2,5 m/s:	9,33 ± 0,76 ( 7,4 – 11,7)

$$R_{th} = 1,20 - 0,10 V_w \quad (r^2 = 0,998)$$

- Bei Windstille gut isolierende Nester können bei Wind u.U. schlechter isolieren als solche, die bei Windstille schlechtere Isoliereigenschaften haben und umgekehrt!
- Der Energiebedarf einer brütenden Amsel liegt wesentlich niedriger als der einer nicht-brütenden: Das Nest gibt eine zusätzliche Isolation, die Aktivität ist stark reduziert und die sich entwickelnden Embryonen liefern vor allem in der Endphase der Brutzeit zusätzliche Wärmeenergie.

## 6 Literaturverzeichnis

- ASCHOFF, J. (1981): Thermal Conductance in Mammals and Birds. *Comp. Biochem. Physiol.* 69A: 611-619. – ANONYMUS (1982): *Bautabellen*. Werner-Verlag, Düsseldorf. – ANONYMUS (1984): *VDI-Wärmeatlas*. VDI-Verlag, Düsseldorf.
- BERNDT, R. (1962): Wer wählt bei der Amsel (*Turdus merula*) den Nestplatz aus? *Vogelwelt* 83: 70-74.
- BIEBACH, H. (1977): Der Energieaufwand für das Brüten beim Star. *Naturwissenschaften* 64: 343-344. – BIEBACH, H. (1979): Energetik des Brütens beim Star (*Sturnus vulgaris*). *J. Ornithol.* 120(2): 121-138.
- CHRISTOFFER, J. & M. ULBRICHT-EISSING (1989): Die bodennahen Windverhältnisse in der Bundesrepublik Deutschland. Selbstverlag des Deutschen Wetterdienstes, Offenbach.
- DRENT, R. H. & B. STONEHOUSE (1971): Thermoregulatory Responses of the Peruvian Penguin, *Spheniscus humboldti*. *Comp. Biochem. Physiol.* 40A: 689-710.
- GAL, J. K. (1967): Beiträge zur Kenntnis der Brutbiologie der Amsel (*Turdus merula* L.) und zur Ernährungsdynamik ihrer Jungen. *Zool. Abh. staatl. Mus. Tierk. Dresden* 29: 25-53.
- HART, J. S. & M. BERGER (1972): Energetics, water economy and temperature regulation during flight. *Proc. 15th. Intern. Ornithol. Congr.*: 189-199. – HERR, H. (1989): *Wärmelehre*. Haan-Gruiten, Europa-Lehrmittel. – HOEHER, S. (1978): Gelege der Vögel Mitteleuropas. Neumann-Neudamm, Melsungen.
- KENDEIGH, S. Ch. (1963): Thermodynamics of Incubation in the House Wren, *Troglodytes aedon*. *Proc. 13th Intern. Ornithol. Congr.*: 884-904.
- KENDEIGH, S. Ch. (1973): Discussion. In: D.S. FARNER (ed.): *Breeding Biology of Birds*. Nat. Acad. Scie., Washington, D.C. – KUCHLING, H. (1989): *Taschenbuch der Physik*. Harri Deutsch, Frankfurt/Main.
- MÄCK, U. (1998): Populationsbiologie und Raumnutzung der Elster (*Pica pica* Linnacus 1758) in einem urbanen Ökosystem – Untersuchungen im Großraum Ulm. *Ökol. Vögel (Ecol. Birds)* 20: 1-215.
- McNAB, B.K. (1980): On Estimating Thermal Conductance in Endotherms. *Physiol. Zool.* 53(2): 145-156. – MERTENS, J. A. L. (1980): The Energy Requirements for Incubation in Great Tits and other Bird Species. *Ardea* 68: 185-192. – MORSE, D.H. (1968): A Quantitative Study of Foraging of Male and Female Spruce-Woods Warblers. *Ecology* 49(4): 779-784. – MÜLLER-WESTERMEIER, G. (1990): *Klimadaten der Bundesrepublik Deutschland: Zeitraum 1951-1980*. Selbstverlag des Deutschen Wetterdienstes, Offenbach.

- OP DE HIPT, F. & R. PRINZINGER (1992): Embryogenese des Energiestoffwechsels bei der Amsel *Turdus merula*. J. Ornithol. 133: 82-86.
- PALMGREN, M. & P. PALMGREN (1939): Über die Wärmeisolationkapazität verschiedener Kleinvogelnester. Ornis Fennica XVI(1): 1-6. – PRINZINGER, R. (1978): Freilanduntersuchungen zur Regulation einiger Bebrütungsparameter bei der Kohlmeise (*Parus major*). J. Ornithol. 119: 116-118.
- PRINZINGER, R. (1990): Temperaturregulation bei Vögeln: I. Thermoregulatorische Verhaltensweisen. Luscinia 46(5/6): 255-302. – PRINZINGER, R. (1991): Temperaturregulation bei Vögeln: II. Morphologische Mechanismen. Luscinia 47(1/2): 11-55. – PRINZINGER, R. (1992): Die Energiekosten der Bebrütung bei der Amsel *Turdus merula*. Orn. Beob. 89: 111-125. – PRINZINGER, R., K. HUND & G. HOCHSIEDER (1979): Brut- und Bebrütungstemperatur am Beispiel vom Star (*Sturnus vulgaris*) und Mehlschwalbe (*Delichon urbica*): Zwei Bebrütungsparameter mit inverser Tagesperiodik. Vogelwelt 100(5): 181-188. – PRINZINGER, R. & V. DIETZ (1995): Qualitative course of embryonic O<sub>2</sub> consumption in 13 altricial and precocial birds. Resp. Physiol. 100: 289-294. – PRINZINGER, R., M. SCHMIDT & V. DIETZ (1995): Embryogeny of oxygen consumption in 13 different altricial and precocial birds. Resp. Physiol. 100: 283-287.
- RICKLEFS, R. & R. HAINSWORTH (1969): Temperature Regulation in Nestling Cactus Wrens. Condor 71: 32-37.
- SCHAEFER, V. H. (1976): Geographic Variation in the Placement and Structure of Oriole Nests. Condor 78: 443-448. – SEYMOUR, R. S. (1992): Der natürliche Brutschrank des Buschhuhns. Spektrum der Wissenschaft 2/92: 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. A. Ziemsen, Wittenberg Lutherstadt.
- WALSBERG, G. E. & J. R. KING (1978a): The Heat Budget of Incubating Mountain White-Crowned Sparrows (*Zonotrichia leucophrys oriantha*) in Oregon. Physiol. Zool. 51: 92-103. – WALSBERG, G. E. & J. R. KING (1978b): The Energetic Consequences of Incubation for Two Passerine Species. Auk 95: 644-655. – WEBER, F. (1973): Messen, Regeln und Steuern in der Lüftungs- und Klimatechnik. VDI-Verlag, Düsseldorf. – WHITE, F. N. & J. L. KINNEY (1974): Avian Incubation. Science 186: 107-115.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Ökologie der Vögel. Verhalten Konstitution Umwelt](#)

Jahr/Year: 2002

Band/Volume: [24](#)

Autor(en)/Author(s): Prinzing Roland, Klesius Frank-Oliver

Artikel/Article: [Energieaspekte des Amselnestes: Wärmedurchgang, Wärmekapazität und Isolation in Abhängigkeit zu abiotischen Faktoren und ihr Einfluss auf die Bebrütungskosten 595-630](#)