

Aus der Schweizerischen Vogelwarte Sempach

Zur Physiologie von Singvögeln auf dem Zug: eine Übersicht

Susanne Jenni-Eiermann

Physiology of migrating passerines: an overview. – Small passerine migrants perform endurance flights while fasting, in spite of having one of the highest mass-specific energy rates among vertebrates. For this demanding performance they need large energy stores during the flight which need to be mobilized efficiently, as well as the ability to build-up energy reserves quickly at resting sites during stopovers. The question how migrating birds manage this task was studied by examining key metabolites of the fat and protein metabolism and a glucocorticoid hormone in actively migrating passerines. Several species of free-living passerines which were captured either out of their migratory flight or at resting sites were studied. The results were complemented by experiments with Knots *Calidris canutus* flying in a wind tunnel. Migratory birds during flight catabolize mainly fat (more than 90 % of the energy consumed), while they use as few protein as possible. A sufficient supply of fatty acids to the exercising muscles is guaranteed by a special metabolic pathway, previously not yet described for other exercising vertebrates. The preservation of the intestines during protein breakdown during flight as well as hyperphagia and switching from a diet rich in protein to a diet rich in sugars enable resting birds to build up fat reserves quickly during stopovers.

Key words: Bird flight, fat metabolism, protein utilization, bird migration, wind tunnel, corticosterone.

Dr. Susanne Jenni-Eiermann, Schweizerische Vogelwarte, CH–6204 Sempach, e-mail susi.jenni@vogelwarte.ch

Viele Zugvögel können nicht in einem ununterbrochenen Flug vom Brut- zum Überwinterungsgebiet gelangen. Sie müssen rasten und ihre Energiereserven wieder auffüllen. Der Vogelzug besteht somit aus sich abwechselnden Phasen von Langstreckenflug und Rast. Da manche Strecken unwirtlich sind und keine Möglichkeit zur Nahrungsaufnahme oder zur Rast bieten, müssen Zugvögel stunden- bis tagelang fliegen können ohne Nahrung aufzunehmen. Der Flug benötigt viel Energie. Die metabolische Rate kleiner Singvögel während des Fluges ist doppelt so hoch wie die maximale metabolische Rate von kleinen Säugern bei Ausdauerleistung. Für den Stoffwechsel bedeutet das, dass er die Zufuhr von Energie zu den Muskeln während des Fluges optimal gewährleisten muss. Während der Rast hingegen sollte der Stoffwechsel rasch vom Abbau (Katabolismus) zum Aufbau der Energiereserven (Anabolismus) wechseln.

Diese Leistung verlangt einen Balanceakt zwischen gegenläufigen Stoffwechselwegen. Um die hohe Energiezufuhr für die Flugleistung

sicherzustellen, muss sich der Organismus auf den oxidativen Abbau der Energiereserven vorbereiten, indem er die entsprechenden Enzymkonzentrationen erhöht (Lundgren & Kiessling 1985). Um die Reserven während der Rast wieder aufzufüllen, sollten aber auch die Verdauung und die Energiespeicherbildung optimal funktionieren. Der Spiegel der entsprechenden Enzyme muss also erhöht werden, ein Vorgang, der je nach der Halbwertszeit der Enzyme über Stunden oder Tage erfolgt.

Die Fragen lauten daher: Wie schafft es ein Singvogel während des Zuges, eine Ausdauerleistung ohne Nahrungsaufnahme zu vollbringen? Wie bewältigt er die Anforderungen an eine hohe Flugleistung und einen effizienten Fettabbau während der Rast?

1. Methoden: Einblicke in den Stoffwechsel bei freilebenden Vögeln während des Zuges

Drei besondere Umstände ermöglichten es uns, diese Fragen zu untersuchen. Erstens hatten



Abb. 1. Fangstation auf dem Alpenpass Col de Bretolet, Kanton Wallis. Aufnahme L. Jenni. – Ringing station on the Alpine pass Col de Bretolet, Valais.

wir die einzigartige Möglichkeit, auf dem Alpenpass Col de Bretolet (Kanton Wallis) Vögel während des Nachtzuges im Herbst direkt aus dem aktiven Zug herauszufangen (Abb. 1). Ihr Stoffwechsel wurde mit dem von Vögeln verglichen, die während des Herbstzuges am Südufer des Neuenburger Sees bei Portalban (Kanton Freiburg) rasteten. Am genauesten sind von uns die Gartengrasmücke *Sylvia borin*, die Mönchsgrasmücke *S. atricapilla*, der Trauerschnäpper *Ficedula hypoleuca* und das Rotkehlchen *Erithacus rubecula* untersucht worden. Der Frühlingszug konnte zusammen mit F. Spina auf der italienischen Insel Ventotene im Tyrrhenischen Meer studiert werden. Dort landeten Vögel, die von Nordafrika kommend das Mittelmeer überquert haben, also eine Strecke von etwa 500 km.

Zweitens konnten die analytischen Methoden im Labor so weiterentwickelt werden, dass wir mit sehr geringen Mengen Blutplasma (5–10 μ l pro Untersuchung) Stoffwechselprodukte quantifizieren können. Die Konzentrationen einzelner Schlüsselprodukte des Fett-, Eiweiss- und Zuckerstoffwechsels im Blut geben einen Einblick in den Metabolismus. Sie messen zwar nicht direkt den Umsatz, aber Studien an Menschen und Vögeln haben gezeigt, dass sie geeignete Indikatoren dafür sind, ob sich ein Organismus in einem anabolen oder katabolen Zustand befindet und welche Energieträger ab- oder aufgebaut werden (Scow & Chernick 1970, Mori & George 1978, Hurley et al. 1986, Elia et al. 1987, Robin et al. 1987, Lindgård et al. 1992, Jenni-Eiermann & Jenni 1994). Freie Fettsäuren, Glycerin und der Ketonkörper β -

Hydroxy-Buttersäure entstehen beim Abbau von Fett (Triglyceriden); ihre Konzentration im Plasma steigt im Fastenzustand an. Triglyceride hingegen zeigen den resorptiven Zustand und spiegeln normalerweise den Fettaufbau wider (Ausnahme siehe Kap. 2.3). Harnsäure ist das Endabbauprodukt von Protein (Eiweissen) und zeigt im Fastenzustand den Abbau körpereigener Proteine und nach Nahrungsaufnahme den Abbau von Nahrungsproteinen an (Tab. 1) (Jenni-Eiermann & Jenni 1996).

Drittens konnten die Freilanduntersuchungen mit Experimenten ergänzt werden. Dazu liessen wir – in Zusammenarbeit mit der Gruppe von Prof. W. Wiltschko von der Universität Frankfurt – Brieftauben über verschiedene Distanzen fliegen (Schwilch et al. 1996). In einer schwedisch-holländisch-schweizerischen Zusammenarbeit hatten wir die Möglichkeit, den Stoffwechsel von Knutts *Calidris canutus*, die freiwillig bis zu 10 Stunden in einem Windtunnel der Universität Lund flogen, unter standardisierten Bedingungen zu messen (Jenni-Eiermann et al. 2002).

2. Welche Energietypen werden während des Fluges gebraucht?

2.1. Beitrag der verschiedenen Energietypen

Die drei Energielieferanten des Körpers bei Vögeln und Säugetieren sind Fette, Kohlenhydrate und Proteine. Kohlenhydrate werden hauptsächlich in der Leber, aber auch in Muskeln in Form von Glykogen (Stärke) gespeichert, Fette vor allem im Fettgewebe und vergleichsweise wenig im Muskel in Form von Triglyceriden. Protein kennt keine Speicher- oder Vorratsform und ist keine eigentliche Energiereserve. Es wird bei Bedarf in der Muskulatur oder in den Organen abgebaut. Das bedeutet, dass mit dem Proteinabbau immer auch ein Struktur- und/oder Funktionsverlust einhergeht.

Seit langem ist bekannt, dass Fett den grössten Beitrag an die benötigte Energie während des Fluges liefert. Entsprechend machen die Fettreserven eines zugbereiten Vogels bis zu 50 % seines Körpergewichtes aus. Fett hat die Vorteile, dass es erstens sehr energiedicht ist und zweitens geringe Unterhaltskosten verursacht. Pro Gramm Frischgewicht liefert es 8-

Tab. 1. Schematischer Überblick über die relativen Konzentrationen von Stoffwechselprodukten im Blutplasma in fünf verschiedenen physiologischen Zuständen. ? = nicht untersucht (nach Jenni-Eiermann & Jenni 1996). – Schematic overview about relative plasma metabolite levels in five main physiological states. ? = not studied.

Metabolit	Mahlzeit-phase	Fastenzustand		Hungerzustand (Phase III)	
		Ruhe ^a	Aktivität	Ruhe	Aktivität
Triglyceride	hoch	niedrig	hoch ^b niedrig bis mittel ^c	?	abnehmend bis niedrig ^b
Freie Fettsäuren	niedrig	hoch	hoch	abnehmend bis niedrig	abnehmend bis niedrig ^b
Glycerin	niedrig	hoch	hoch	?	abnehmend bis niedrig ^b
β-hydroxy-Buttersäure	niedrig	hoch	mittel ^b hoch ^d	abnehmend bis niedrig	mittel ^b
Harnsäure	hoch	niedrig	hoch	zunehmend bis sehr hoch	zunehmend bis sehr hoch ^b

^a Abweichungen s. Text

^b bei kleinen Singvögeln

^c bei Knutts

^d bei Tauben

mal mehr chemische Energie als Protein und 8,2- bis 10,3-mal mehr als Glykogen (Jenni & Jenni-Eiermann 1998a). Dies liegt hauptsächlich daran, dass Fett mit sehr wenig Wasser gespeichert wird, während Protein und Glykogen mindestens 70 % Wasser enthalten. Die Unterhaltskosten des Fettgewebes sind 10-mal geringer als die des Mukelgewebes und sogar 40-mal kleiner als die der Leber. Fett ist somit ein leichter und billig zu unterhaltender Reservestoff.

Säugetiere können während mässiger Ausdauerleistung nur etwa 50 % der Energie aus den Fettreserven beziehen (Weber 1988, 1992,

Vock et al. 1996). Bei hoher Ausdauerleistung beträgt der relative Energiebeitrag des Fettes sogar noch weniger, nämlich 40–50 % (Romijn et al. 1993, 1995). Bei Vögeln hingegen wird bei Ausdauerleistung mehr als 90 % der Energie aus Fett gewonnen (Übersicht in Jenni & Jenni-Eiermann 1998b) – und das, während sie bei einer maximalen aeroben Rate arbeiten, die doppelt so hoch ist wie jene von Säugern.

Das Zentralnervensystem kann keine Fettsäuren oxidieren und ist auf Glukose (Traubenzucker) angewiesen. Einen Teil dieser Glukose können Ketonkörper ersetzen, die aus Fettsäuren synthetisiert werden. Der Rest muss durch

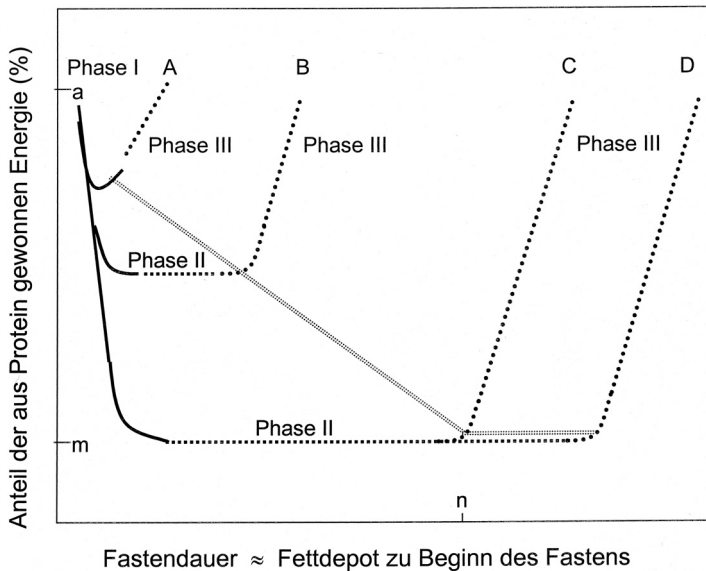


Abb. 2. Relativer Anteil der Energie, die aus Protein bezogen wird (RAP, %), aufgezeichnet als Funktion der Fastendauer (nach Cheral & Groscolas 1998). Es sind vier Tiere mit verschiedenem Anfangsfettgehalt dargestellt. Alle beginnen die Fastenzeit mit dem gleichen RAP (a). Tier A hat Fettreserven unterhalb eines gewissen Schwellenwertes und fastet mit steigendem Anteil an RAP (nur Phase III, einfach gepunktete Linie). Tier B hat mittlere Fettreserven, zeigt alle drei Phasen des Fastens und einen mittleren RAP. Tier C hat hohe Fettreserven (n), kann länger fasten und erreicht den minimalen RAP (m). Tier D mit noch grösseren Fettreserven fastet noch länger, aber es kann den RAP nicht noch weiter reduzieren. Die doppelt gepunktete Linie verbindet die Enden der Phasen II und zeigt die Abhängigkeit des RAP vom Anfangsfettgehalt, der die Fastendauer bestimmt (nach Jenni-Eiermann & Jenni 2003). – *Relative amount of energy derived from protein (RAP, %) in dependence of fasting duration. Four examples with different initial fat stores are shown. All four animals start the fast with the same RAP (a). Animal A has fat stores below the threshold adiposity and fasts with increasing proportion of protein (after the adaption phase I, solid line, only phase III, pointed line). Animal B has medium initial fat stores and shows all three phases of fasting and a medium RAP. Animal C has high initial fat stores (n) and has reached the minimum amount of RAP (m). Animal D with even higher initial fat stores is able to fast longer than animal C, but RAP cannot be reduced further. The double-pointed line connects the ends of phase II and shows the dependence of RAP on initial fat stores.*

Glukose gedeckt werden, die entweder aus den Glykogenspeichern stammt oder über die Glukoneogenese aus Aminosäuren und Glycerin synthetisiert wird. Glycerin trägt bei Säugern weniger als 20 % zur Glukoneogenese bei (Shaw et al. 1975, Weber et al. 1993). Vögel sind also während des Langstreckenfluges zu einem geringen Anteil auf andere Energiesubstrate als lediglich Fett angewiesen, nämlich auf Kohlenhydrate und vor allem auf Proteine. Obwohl Protein nur einen geringen Anteil der Energie liefert, macht es im Gewicht der Energiereserven einen grossen Anteil aus. Ein Energieanteil des Proteins von 20 % bedeutet wegen des hohen Wassergehaltes einen Gewichtsanteil an den Reservestoffen von 67 %. Bei einem Energieanteil des Proteins von 10 % sinkt der Gewichtsanteil an den Reservestoffen bereits auf 47 %, und bei einem Energieanteil des Proteins von 5 % auf 30 %. Deshalb ist es für den Vogel während des Dauerfluges wichtig, einen hohen Fettanteil am Energieverbrauch zu haben.

2.2. Zeitlicher Verlauf

Zu Beginn eines Fluges werden die Energieträger in anderen Anteilen abgebaut als während oder am Ende eines Fluges (Abb. 2). Der Verlauf des Energieverbrauchs während des Fluges ist vergleichbar mit den drei Phasen einer langen Fastenzeit (Cherel et al. 1988, Jenni & Jenni-Eiermann 1998a, Jenni et al. 2000). Nach einer Anpassungsphase zu Beginn des Fluges, der Phase I, während der der Protein- und/oder Glykogenverbrauch gesenkt und der Fettverbrauch gesteigert wird, folgt die Phase II. Sie ist durch einen hohen Anteil an Fett und einen niedrigen Anteil an Protein am Gesamtenergieverbrauch gekennzeichnet. Das Ausmass des Proteinverbrauchs und die Länge der Phase II hängen von der Grösse der Fettdepots zu Beginn des Fluges ab. Der Anteil der aus Protein gewonnenen Energie kann bei fetten Vögeln bis auf 5 % sinken. Wenn die Fettreserven unter einen gewissen Schwellenwert sinken, setzt Phase III ein. Dann steigt der Proteinabbau dramatisch an. Wenn der Vogel in dieser Phase zu lange weiterfliegt, wird soviel Protein abgebaut, dass er an Schwäche stirbt.

Stoffwechselformen an Brieftauben im Windtunnel haben gezeigt, dass Kohlenhydrate hauptsächlich zu Beginn des Fluges, das heisst während der ersten 30–60 min, verbrannt werden (Rothe et al. 1987). Während dieser Zeit werden Fettspeicher mobilisiert und der Abbau des Proteins zu Aminosäuren eingeleitet, was mehr Zeit als die Bereitstellung der Kohlenhydrate benötigt. Bei fliegenden Brieftauben im Windtunnel (Rothe et al. 1987) sowie bei freifliegenden Brieftauben (Schwilch et al. 1996) erreicht der Beitrag der Fettsäuren nach 1–2 h ein Fliessgleichgewicht («steady state»), jener der Aminosäuren nach 4–5 h.

Im Windtunnel wurde an Knetts die Konzentration verschiedener Metaboliten während eines 10-stündigen Fluges gemessen. Es zeigte sich, dass die Plasmakonzentrationen der Fett- und Proteinkataboliten nach weniger als einer Stunde bereits auf einem stabilen Niveau (Phase II) sind. Phase I scheint demnach weniger als 1 h zu dauern. Ein Beginn von Phase III war auch nach 10-stündigem Dauerflug noch nicht zu erkennen (Jenni-Eiermann et al. 2002).

2.3. Fettmobilisierung beim fliegenden Vogel

Während der Mobilisierung der Fette (Lipolyse) werden Triglyceride im Fettgewebe zu Glycerin und freien Fettsäuren hydrolysiert und dann an das Blut abgegeben. Fettsäuren sind im Blut nicht löslich und können nur an Albumin, ein Protein, gebunden transportiert werden. Die Albuminkonzentration wiederum kann nur zu einem gewissen Grad gesteigert werden, da sonst das Blut zu dickflüssig würde. Bei kleinen Singvögeln mit ihrem hohen Energieverbrauch limitieren wahrscheinlich auch die Bindungskapazität des Albumins für Fettsäuren und der Blutfluss durch die Gewebe die Zufuhr von Fettsäuren zu den Flugmuskeln. Um nun die Transportrate der freien Fettsäuren trotzdem zu erhöhen, verestern die Singvögel die freien Fettsäuren teilweise in der Leber wieder zu Triglyceriden und geben sie dann als «very low density lipoproteins» VLDL (= Lipid-Protein-Komplex, der wasserunlösliche Fette im Blut transportiert) an das Blut ab. Auf diese Weise werden die Fettsäure-Rezeptoren

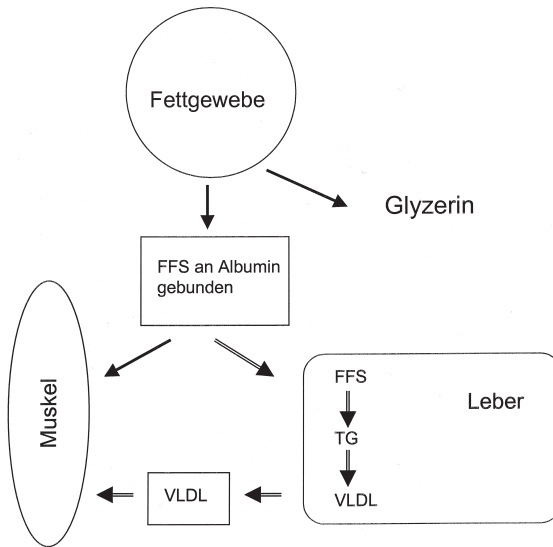


Abb. 3. Vereinfachtes Modell des Fettsäuretransports vom Fettgewebe zu den Muskeln. Die Doppelpfeile zeigen den Transportweg an, der bei Singvögeln während des Langstreckenfluges vermehrt genutzt wird. FFS = freie Fettsäuren, TG = Triglyceride, VLDL = very low density lipoproteins (nach Jenni-Eiermann & Jenni 1992). – *Simplified model of fatty acid transport from adipose tissues to the muscles. Double-lined arrows indicate the pathway that we suggest may be increased in small birds during flight. FFS = free fatty acids, TG = triglyceride.*

des Albumins schnell wieder frei und die VLDL transportieren die Fettsäuren in veresterter Form, als Triglyceride, direkt zu den Geweben, die sie benötigen (Abb. 3). Dadurch wird die Viskosität (Dickflüssigkeit) des Blutes weit weniger erhöht. Die VLDL werden in den Endothel-Kapillarzellen zu Fettsäuren, Glycerin und Restpartikel hydrolysiert. Die Fettsäuren werden dann in das Muskelgewebe transportiert (Jenni-Eiermann & Jenni 1992). Dieser Transportweg der Fettsäuren im Blut war bisher bei Ausdauerleistung nicht bekannt und ist eine spezielle Anpassung von kleinen Singvögeln an den Ausdauerflug mit hoher Leistung (Jenni-Eiermann & Jenni 1992). Die physiologische Anpassung an einen erhöhten Fettsäuretransport geht auch im Muskel weiter. Beim Bergstrandläufer *Calidris mauri* wurden im Muskel die höchsten Konzentrationen von Fettsäure bindenden Proteinen gefunden, die je in einem Wirbeltier gemessen worden sind (Guglielmo et al. 1998).

Knutt, die im Windtunnel flogen, zeigten nicht die genau gleichen Ergebnisse. Zwar war auch bei ihnen ein hoher Fett- und Proteinabbau messbar, nicht aber die hohe Konzentration von Triglyceriden. Warum die Knutt nicht den Weg über die Wiederveresterung der

Fettsäuren nutzen, ist unklar. Möglich wären ein Einfluss der Versuchsanordnung oder auch Stoffwechselunterschiede zwischen kleinen Singvögeln und Watvögeln (Jenni-Eiermann et al. 2002).

3. Welche Faktoren limitieren den Flug?

Der Stoffwechsel der Zugvögel passt sich während der Zugzeit optimal den Anforderungen an einen hohen Fettabbau und Transport von Fettsäuren an, um den arbeitenden Muskeln rasch genügend Energie aus Fettdepots zuführen zu können. Trotzdem rasten Zugvögel periodisch, auch solche, die noch über ausreichende Reserven für den Weiterflug verfügen. Was veranlasst den Vogel zu landen? Im Folgenden werden einige mögliche physiologische Gründe diskutiert, die die maximale Flugdauer limitieren. Wahrscheinlich landen viele Zugvögel, insbesondere solche mit ausreichenden Energiereserven für den Weiterflug, nicht aus physiologischen, sondern aus ökologischen Gründen (geeignete Rastplätze, Verminderung von Risiken wie Verhungern, Verdriften, Prädation etc.; s. auch Jenni & Schaub 2003).

3.1. Energievorrat

Ganz sicherlich ist dem Flug ein Ende gesetzt, wenn die Energiereserven verbraucht sind. Tritt der Organismus in Phase III ein, wird das Stresshormon Corticosteron ausgeschüttet. Dieses Hormon bewirkt unter anderem, dass der Proteinabbau dramatisch ansteigt und dem Organismus somit wieder Energie zur Verfügung steht (Cherel et al. 1988). Dazu ändert der Vogel sein Verhalten in eine Richtung, die sein Überleben sichern soll. Das heisst am Beispiel des ziehenden Vogels, dass er wahrscheinlich den Flug beendet und Nahrung sucht. Befindet sich der Vogel in Phase III, kann er keinesfalls mehr lange weiterfliegen, da er sonst stirbt (Gwinner et al. 1992, Jenni et al. 2000). Auf der italienischen Insel Ventotene konnten Vögel ohne Fettreserven und mit ausgemergeltem Brustmuskel beobachtet werden. Bei diesen Vögeln waren die Harnsäure- und Corticosteronkonzentrationen im Blut entsprechend hoch (Jenni et al. 2000). Sie mussten landen, da sie nicht mehr über genügend Energie verfügten (Abb. 4).

3.2. Proteinabbau

Wie oben erwähnt, sind Vögel beim Langstreckenflug nicht nur auf Fett, sondern auch auf andere Energieträger angewiesen. Dafür gibt es mindestens zwei Gründe: Erstens die Glukoseabhängigkeit des Zentralnervensystems und die damit verbundene Produktion von Glukose aus Protein und zweitens die Fettsäureoxidation. Fettsäuren werden im Citratzyklus verbrannt. Die Zwischenprodukte des Citratzyklus werden aber ständig abgezogen und müssen aus Kohlenhydraten oder glukoplastischen Aminosäuren (Dohm et al. 1986) wieder neu gebildet werden (anaplerotischer Flux; Lee & Davis 1979, Sahlin et al. 1990). Für Zugvögel mit niedrigen Glykogenreserven bedeutet das, dass sie Protein abbauen müssen, um Fettsäuren oxidieren zu können. Ein Proteinverlust bedeutet aber auch einen Funktionsverlust im entsprechenden Organ und kann nur in gewissen Grenzen toleriert werden. Schwilch et al. (2002b) zeigten, dass während Phase II in allen Organen, hauptsächlich aber in den Brustmuskeln Proteinverluste vorkamen. Der Abbau der

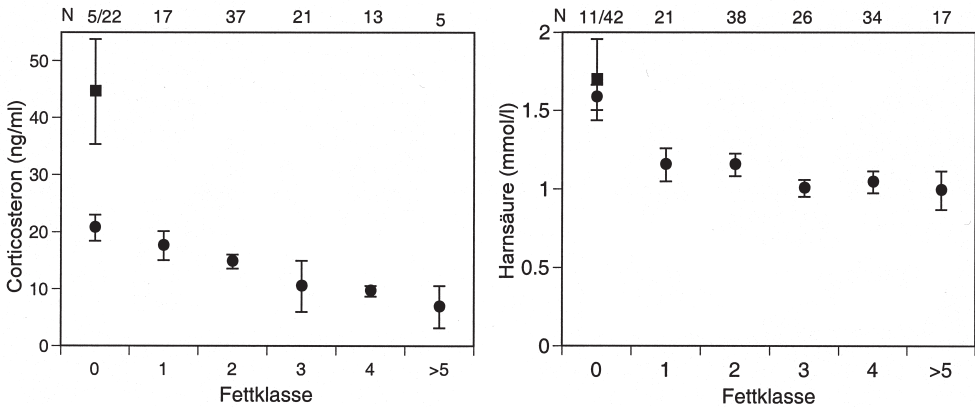


Abb. 4. Mittlere Corticosteron- und Harnsäurekonzentrationen (\pm SE) im Plasma von 7 insektivoren Arten (s. Abb. 5), die auf Ventotene gefangen worden sind, aufgetragen nach Fettklasse. Die Konzentrationen der Fettklasse 0 (keine sichtbaren Fettdepots) wurden für die Muskelklasse 0 (Brustbein stark hervortretend; Viereck) gesondert aufgetragen, da sie sich im Falle des Corticosterons signifikant ($P < 0,005$) unterscheiden. N = Anzahl Vögel. – Mean plasma corticosterone and uric acid concentrations (\pm SE) of 7 insectivorous species combined according to fat score and – in case of fat score 0 – to muscle score 0 (square) and > 0 (dot). Numbers above graph denote sample size. Significant difference ($P < 0,005$) of corticosterone concentrations between birds with muscle and fat score 0 and birds with muscle score > 0 and fat score 0 – > 5 .

Brustmuskeln fand jedoch in einem Masse statt, das die Flugfähigkeit nicht beeinträchtigt, da ja mit dem Verbrauch von Energiereserven auch das zu transportierende Körpergewicht abnimmt. Während Phase III hingegen wurde

die Proteinmasse der Brustmuskeln und Verdauungsorgane so stark abgebaut, dass davon ausgegangen werden muss, dass deren Funktionen reduziert sind. Das könnte die Flugdauer begrenzen (Jenni & Jenni-Eiermann 1998b).

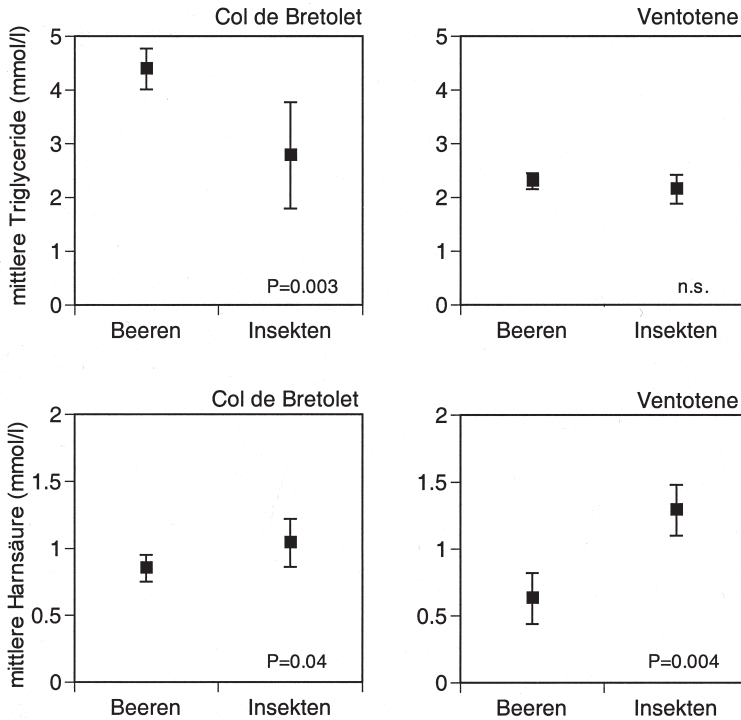


Abb. 5. Mittlere Plasmakonzentration der Triglyceride und Harnsäure bei hauptsächlich frugivoren beziehungsweise insektivoren Arten, die während des Herbstzuges auf dem Col de Bretolet und während des Frühlingzuges auf der Insel Ventotene gefangen worden sind. Dargestellt ist der Durchschnitt mit Standardabweichung der Artmittel. Die Daten vom Col de Bretolet stammen von 5 frugivoren (Star *Sturnus vulgaris*, Mönchsgrasmücke *Sylvia atricapilla*, Gartengrasmücke *S. borin*, Dorngrasmücke *S. communis*, Singdrossel *Turdus philomelos*) und 13 insektivoren Arten (Teichrohrsänger *Acrocephalus scirpaceus*, Wiesenpieper *Anthus pratensis*, Baumpieper *A. trivialis*, Gelbspötter *Hippolais icterina*, Feldschwirl *Locustella naevia*, Schafstelze *Motacilla flava*, Gebirgsstelze *M. cinerea*, Bachstelze *M. alba*, Grauschnäpper *Muscicapa striata*, Steinschmätzer *Oenanthe oenanthe*, Fitis *Phylloscopus trochilus*, Heckenbraunelle *Prunella modularis*, Braunkehlchen *Saxicola rubetra*). Die Daten von Ventotene stammen von 2 frugivoren (Gartengrasmücke *Sylvia borin*, Dorngrasmücke *S. communis*) und 7 insektivoren Arten (Trauerschnäpper *Ficedula hypoleuca*, Gelbspötter *Hippolais icterina*, Grauschnäpper *Muscicapa striata*, Gartenrotschwanz *Phoenicurus phoenicurus*, Waldlaubsänger *Phylloscopus sibilatrix*, Fitis *Ph. trochilus*, Braunkehlchen *Saxicola rubetra*). Die Triglyceridkonzentrationen auf Ventotene unterscheiden sich nicht zwischen den beiden Gruppen. Dies ist wahrscheinlich darauf zurückzuführen, dass die Vögel innerhalb von 30 min nach der Landung gefangen worden sind und nicht wie auf dem Col de Bretolet innerhalb von 5 min. Da die Triglyceride innerhalb von 10 min nach der Landung signifikant sinken, ist es wahrscheinlich, dass die Konzentrationen auf Ventotene bereits gesunken sind. – Mean plasma triglyceride and uric acid concentrations of mainly frugivorous and insectivorous species, respectively caught during autumn migration on Col de Bretolet and during spring migration on Ventotene. Data of Col de Bretolet are derived from 5 frugivorous (left) and 13 insectivorous species (right), data from Ventotene from 2 frugivorous (left) and 7 insectivorous species (right).

3.3. Wasserverlust

Wasserverlust könnte den Langstreckenflug limitieren, bevor die Energiereserven aufgebraucht sind (Carmi et al. 1992, Klaassen 1995, 1996). Ob dies bei Singvögeln der Fall ist, ist noch nicht geklärt. Vögel sind ausgezeichnete Wassersparer (Carmi et al. 1993). Sie könnten den Wasserverlust zusätzlich reduzieren, indem sie sich je nach Flughöhe eine möglichst günstige Umgebungstemperatur und einen hohen Wasserdampfgehalt aussuchen. Radarstudien ergaben aber kaum Hinweise hierfür (Liechi et al. 2000). Ausserdem könnten sie die Menge des metabolisch gewonnenen Wassers variieren, indem sie vermehrt einen anderen Energieträger abbauen. Pro gewonnene Energieeinheit produziert nämlich der Fettabbau 6-mal weniger Wasser als der Proteinabbau und 6,6- bis 8,5-mal weniger als der Glykogenabbau (Jenni & Jenni-Eiermann 1998b). Das bedeutet, dass ein Vogel bei Dehydratation vermehrt auf Proteinabbau umstellen sollte. Das ist aber noch nie untersucht worden und daher hypothetisch.

3.4. Schlafmangel

Ein weiterer Grund, der Vögel zum Landen zwingen könnte, wurde bis anhin kaum beachtet, nämlich das Schlafbedürfnis. Es gibt Beobachtungen von Singvögeln, Gänsen und Watvögeln, die während des Herbst- bzw. Frühlingszuges nach vielen Stunden Flug und Überquerung eines Meeres nach der Landung dösten oder schliefen und mit der Nahrungssuche erst später begannen (Schwilch et al. 2002a).

4. Wie bauen Vögel Energiereserven während der Rast auf?

4.1. Hyperphagie

Vögel nehmen vor einer Flugphase sehr rasch zu und können ihr Körpergewicht verdoppeln. Das ist zu einem grossen Teil durch stark erhöhte Nahrungsaufnahme, die Hyperphagie, zu erklären (Bairlein 1985). Messungen von Triglyceriden im Plasma von Vögeln zeigten

während der Rast erhöhte Werte im Vergleich zur Nachbrutzeit und Mauser. Eine erhöhte Gewichtszunahme über den Tag während der Zugzeit korreliert mit dem Plasmagehalt von Triglyceriden (Jenni-Eiermann & Jenni 1994, Jenni & Schwilch 2001). Vögel während der Zugzeit zeigten tagsüber einen steileren Anstieg der Plasmatriglyceride als Vögel in Mauser (Jenni & Jenni-Eiermann 1996, Jenni-Eiermann & Jenni 1998), was eine erhöhte Fettablagerung widerspiegelt.

4.2. Nahrungswahl

Vögel, die direkt aus dem aktiven Zug auf dem Col de Bretolet gefangen wurden, zeigten einen erhöhten Harnsäurewert im Plasma (Jenni-Eiermann & Jenni 1991). Da sich fliegende Vögel in einem Fastenzustand befinden, kann man daraus auf einen Abbau von körpereigenem Protein schliessen (s. oben). Schlüsselte man den Harnsäurewert nach Ernährungstypen auf, zeigt sich, dass die fünf von uns untersuchten Beeren fressenden Arten eine niedrigere Plasmakonzentration haben als die 13 Insekten fressenden Arten (Abb. 5). Genau umgekehrt verhielt es sich mit den Triglyceridwerten: Hier hatten die frugivoren Arten eine höhere Blutkonzentration, was auf einen erhöhten Fettmetabolismus schliessen lässt. Diese Ergebnisse wurden bei 7 weiteren Arten während des Frühlingszuges auf der italienischen Insel Ventotene (Abb. 5; Jenni-Eiermann & Jenni 2003) und an 3 frugivoren und 5 insektivoren Arten in Israel bestätigt (Gannes 2001). Das bedeutet, dass Vögel, die sich hauptsächlich von Beeren ernähren, ihre Energie während des Fluges mehr aus den Fettreserven und weniger aus Protein beziehen als Insekten fressende Arten. Die Erklärung hierfür liegt wohl in den Stoffwechselwegen, die während der Fettdepotbildung je nach Diät verschieden arbeiten. Von Hühnern ist bekannt, dass sie bei Diäten mit hohem Proteinanteil weniger Fett anlagern als bei Diäten mit niedrigem Protein- und hohem Kohlenhydratanteil (Rosebrough & McMurtry 1993). Die Abspaltung der Aminogruppe bei den Aminosäuren verbraucht Metaboliten, die auch für die Fettsynthese notwendig sind. Es besteht daher eine intrazelluläre

Konkurrenz, die bei hohem Proteingehalt der Nahrung zu erniedrigter Lipogenese führt (ausführlich in Jenni-Eiermann & Jenni 2003). Für die Zugvögel bedeutet dies, dass ein Wechsel auf zuckerreiche Kost wie Beeren oder Läuse die Fetttanlagerung verbessert.

4.3. Fastenstoffwechsel

Eine weitere Anpassung an einen effizienten Fettaufbau zeigte sich im Stoffwechsel während des nächtlichen Fastens beim rastenden Vogel. Während der Nacht befindet sich der Körper in einem Fastenzustand und muss seine Energie aus Energiereserven beziehen. Folglich sollten am frühen Morgen die Abbauprodukte der Triglyceride aus Fettdepots, nämlich Fettsäuren und Glycerin, eine erhöhte Konzentration im Plasma aufweisen. Dies ist aber nur bei fastenden Vögeln während der Nachbrutzeit der Fall, während fastende Vögel zur Zugzeit ähnliche Werte wie in der Mahlzeitphase (= Resorptionsphase) haben. Offensichtlich beziehen Vögel während der Zugzeit die benötigte Energie für die nächtliche Fastenphase aus einer anderen Quelle, nämlich den Plasmalipidtriglyceriden. Diese nehmen während der Zugzeit über Nacht stark ab (Jenni-Eiermann & Jenni 1996). Zwei weitere Triglyceridquellen

stellen die Leber, das Hauptorgan der Fettsynthese während der Fettdepotbildung, und die Muskeln dar. Der erhöhte Abbau dieses endogen gespeicherten Fettes spiegelt sich auch in der starken Abnahme des Fettgehalts dieser Gewebe wider (z.B. Pilo & George 1983).

5. Was limitiert den Reserveaufbau?

5.1. Glykogenspeicher

Nachdem ein ziehender Vogel gelandet ist, sollte er möglichst rasch wieder für Nahrungssuch- und Fluchtflüge bereit sein. Für diese kurzen Flüge wird in erster Linie Glykogen anaerob abgebaut (George & Berger 1966), da dies der Energieträger ist, der am schnellsten bereitgestellt werden kann. Das heißt, nach der Landung sollten zuerst die muskulären Glykogenspeicher wiederhergestellt werden. Bei niederen Wirbeltieren und Säugern wurde gezeigt, dass Glykogen aus allen Nahrungstypen und auch im Fastenzustand synthetisiert werden kann. Dann dienen Blutzucker, Lactat, Pyruvat, Alanin oder Glycerin – alles Metaboliten, die beim Fett- und Proteinabbau entstehen – als Vorgänger für die Synthese von Glykogen (Peters Futre et al. 1987, Bräu et al. 1999). Die Konzentrationen einzelner Stoff-

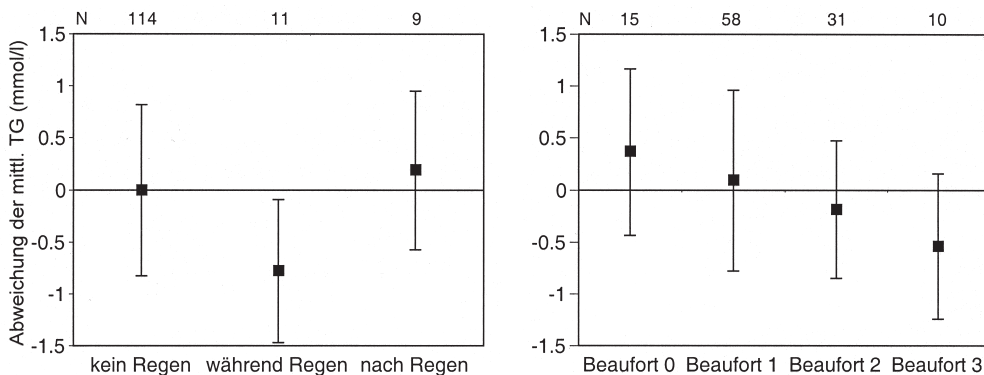


Abb. 6. Abweichung der mittleren Triglyceridkonzentration bei verschiedenen Wetter- und Windbedingungen vom Artmittelwert. Die Vögel wurden in einem Rastgebiet am Neuenburger See während des Herbstzuges gefangen. N = Anzahl Vögel, TG = Triglyceride. – Deviation of plasma triglyceride concentrations of 4 species (*Sylvia atricapilla*, *S. borin*, *Erithacus rubecula*, *Ficedula hypoleuca*) combined, caught at a stopover site without rain, during rain and after rain (left panel) and during different wind conditions (right panel) from the expected mean value of the species. TG = triglycerides.

wechsellprodukte bei Vögeln unmittelbar nach dem Flug lassen den Schluss zu, dass der Aufbau der Fett- und Proteinreserven hinausgezögert wird, bis Glykogen wieder aufgebaut worden ist (Jenni-Eiermann & Jenni 2001). Allerdings wurde bei Vögeln nach einem Langstreckenflug weder der Glykogengehalt noch dessen Aufbaurate gemessen, da dies nur am frisch toten Vogel möglich ist. Diese Hypothese ist somit spekulativ.

5.2. Abbau und Aufbau der Verdauungsorgane

Im Gegensatz zu Fetten und Glykogen können Proteine nicht aus allen Nahrungstypen synthetisiert werden. Dafür braucht es eine angemessene proteinhaltige Nahrung mit den essentiellen Aminosäuren (Griminger & Scanes 1986, Bairlein 1990). Beim Proteinabbau während des Fluges werden – ausser den Brustmuskeln – auch Organe wie der Verdauungstrakt abgebaut (Hume & Biebach 1996, Piersma 1998, Schwilch et al. 2002b). Dadurch ist in den ersten Tagen der Rast die Fähigkeit, grössere Mengen an Nahrung zu verarbeiten und Reserven anzulegen, eingeschränkt (Klaassen & Biebach 1994, Hume & Biebach 1996, Biebach 1998). Der Verdauungstrakt und die entsprechenden Verdauungsenzyme müssen zuerst aufgebaut werden und wieder in Gang kommen.

5.3. Wettereinfluss

Ausser diesen physiologischen Aspekten können auch die Wetterbedingungen den Reserveaufbau beeinflussen. Regen hindert Vögel an der Nahrungssuche. In einem Rastgebiet am Neuenburger See wurden bei Garten- und Mönchgrasmücken, Rotkehlchen und Trauerschnäppern, die nach mindestens einer Stunde Dauerregen gefangen worden waren, im Mittel tiefere Triglycerid-Werte gemessen als bei trockener Witterung (Abb. 6). Das entspricht etwa einer um 0,16 g geringeren Körpergewichtszunahme pro Tag (Jenni-Eiermann & Jenni 1994). Auch mit zunehmendem Wind wurden weniger Triglyceride im Blut gemessen (Abb. 6).

6. Schlussfolgerungen

Die Untersuchungen des Ausdauerfluges zeigten einige physiologische Besonderheiten, die erklären helfen, wie ein Zugvogel diese Ausdauerleistung ohne Nahrungsaufnahme bewältigen kann. Der wesentliche Punkt ist, dass sich der Organismus des Zugvogels optimal auf den Brennstoff Fett, d.h. die Triglyceride, eingestellt hat. Dieser relativ leichte und energiedichte Brennstoff wird in grosser Menge zu den Brustmuskeln transportiert, was unter anderem dank eines speziellen Stoffwechselweges ermöglicht wird (Abb. 2). Darüber hinaus decken ziehende Vögel ihren Energieverbrauch zu einem wesentlich höheren Anteil aus Fettreserven, als das andere Wirbeltiere bei Ausdauerleistung können. Ziehende Vögel verbrennen daher wenig Protein, was gleich mehrere Vorteile bringt. Erstens sparen sie Transportgewicht, da Protein viel Wasser enthält und somit im Verhältnis zu seinem Energiegehalt «schwer» ist. Zweitens baut der Organismus Organe nur zu einem geringen Ausmass ab und kann somit während der Rastphase auch wieder schneller Reserven aufbauen. Dies bringt eine wichtige Zeitersparnis.

Der schnelle Aufbau der verbrauchten Reserven wird ebenfalls durch einige physiologische «Tricks» erleichtert. Der Proteinanteil, der während des Fluges verbraucht werden muss, geht hauptsächlich zu Lasten der Brustmuskeln und weniger zu Lasten der Verdauungsorgane. Der Organismus des rastenden Vogels ist somit schneller wieder für die Verarbeitung der Nahrung bereit. Durch Hyperphagie und durch geeignete Nahrungswahl (Umstellen der Diät auf zuckerreiche Kost) wird der Aufbau der Fettreserven weiter beschleunigt.

Zusammenfassend lässt sich daher sagen, dass sowohl die hohe Flugleistung wie auch das rasche Auffüllen der Energiereserven durch die optimale Anpassung an den Fettauf- und -abbau möglich wird.

Dank. Ein herzlicher Dank geht an Lukas Jenni, mit dem zusammen ich die Untersuchungen konzipiert und durchgeführt habe. Ein herzlicher Dank geht ebenso an die Kollegen, mit denen wir diverse Projekte zusammen planen und erarbeiten durften. Das

sind: Fernando Spina, mit dem wir Vögel auf Ventotene gefangen haben, Theunis Piersma, Åke Lindström, Anders Kvist und Henk Visser, mit deren Zusammenarbeit die Windtunnelstudie in Lund entstanden ist, und Wolfgang und Roswitha Wiltschko, die uns ihre Brieftauben in Frankfurt zur Verfügung gestellt haben. Und «last but not least» möchten wir den vielen freiwilligen Mitarbeiterinnen und Mitarbeitern danken, die auf den Beringungsstationen in der Schweiz geholfen haben. Ihre Hilfe hat die Untersuchungen in der Schweiz ermöglicht.

Zusammenfassung

Zugvögel vollbringen alljährlich auf ihrem Weg von den Brutgebieten in das Winterquartier und zurück eine enorme körperliche Leistung. Sie müssen einerseits stunden- bis tagelang ohne Nahrungsaufnahme fliegen können und andererseits während einer Rast Energiereserven rasch wieder aufbauen. Dieser Überblick geht der Frage nach, wie sich der Metabolismus des Vogels diesen Forderungen angepasst hat und welche Grenzen ihm gesetzt sind. Es werden mehrere Arbeiten zusammengefasst, die Stoffwechselprodukte des Fett- und Proteinmetabolismus sowie das Glukokortikoidhormon Corticosteron an freilebenden, aktiv ziehenden Singvögeln untersucht haben. Ergänzt werden diese Freilanduntersuchungen durch Studien an Knutts *Calidris canutus*, die freiwillig bis zu 10 h in einem Windtunnel geflogen waren. Die Resultate dieser Untersuchungen zeigten, dass sich ziehende Vögel zum grössten Teil auf Fett als Energielieferant eingestellt haben. Sie beziehen mehr als 90 % der Energie, die sie für den Flug brauchen, aus Fettreserven. Der Transport der Fettsäuren zu den Brustmuskeln in ausreichender Menge wird unter anderem durch einen speziellen Stoffwechselweg gesichert. Der Proteinabbau der Verdauungsorgane wird dadurch klein gehalten und ein rascher Wiederaufbau der Fettvorräte während einer Rast erleichtert.

Literatur

- BAIRLEIN, F. (1985): Efficiency of food utilization during fat deposition in the long-distance migratory garden warbler (*Sylvia borin*). *Oecologia* 68: 118–125. – (1990): Nutrition and food selection in migratory birds. S. 198–213 in: E. GWINNER (ed.): *Bird Migration: Physiology and Ecophysiology*. Springer, New York.
- BIEBACH, H. (1998): Phenotypic organ flexibility in Garden Warblers *Sylvia borin* during long-distance migration. *J. Avian Biol.* 29: 529–535.
- BRÄU, L., S. NIKOLOVSKI, T. N. PALMER & P. A. FOURNIER (1999): Glycogen repletion following burst activity: a carbohydrate-sparing mechanism in animals adapted to arid environment. *J. Exp. Zool.* 284: 271–275.
- CARMI, N., B. PINSHAW, M. HOROWITZ & M. H. BERNSTEIN (1993): Birds conserve plasma volume during thermal and flight-incurred dehydration. *Physiol. Zool.* 66: 829–846.
- CARMI, N., B. PINSHAW, P. PORTER & J. JAEGER (1992): Water and energy limitations on flight duration in small migrating birds. *Auk* 109: 268–276.
- CHEREL, Y. & R. GROSCOLAS (1998): Relationships between nutrition storage and nutrition utilization in long-term fasting birds and mammals. In: N. ADAMS & R. SLOTOW (eds): *Proc. 22 Int. Ornithol. Congr.*, Durban, University of Natal.
- CHEREL, Y., J.-P. ROBIN, O. WALCH, H. KARMANN, P. NETCHITAILO & Y. LE MAHO (1988): Fasting in King Penguin I. Hormonal and metabolic changes during breeding. *Am. J. Physiol.* 254: R170–R177.
- DOHM, G. L., R. T. BEEKER, R. G. ISRAEL & E. B. TAPSCOTT (1986): Metabolic responses to exercise after fasting. *J. Appl. Physiol.* 61: 1363–1368.
- ELIA, M., C. ZED, G. NEALE & G. LIVESEY (1987): The energy cost of triglyceride-fatty acid recycling in non-obese subjects after an overnight fast and four days of starvation. *Metabolism* 36: 251–255.
- GANNES, L. Z. (2001): Comparative fuel use of migrating passerines: effects of fat stores, migration distance, and diet. *Auk* 118: 665–677.
- GEORGE, J. C. & J. C. BERGER (1966): *Avian Myology*. Academic Press, London.
- GRIMINGER, P. & C. G. SCANES (1986): Protein metabolism S. 326–344 in: P. D. STURKEY (ed.): *Avian Physiology*. 4th ed., Springer, New York.
- GUGLIELMO, C. G., N. H. HAUNERLAND & T. D. WILLIAMS (1998): Fatty acid binding protein, a major protein in the flight muscle of migrating Western Sandpipers. *Comp. Physiol. Biochem. B* 119: 549–555.
- GWINNER, E., M. ZEMAN, I. SCHWABL-BENZINGER, S. JENNI-EIERMANN, L. JENNI & H. SCHWABL (1992): Corticosterone levels of passerine birds during migratory flight. *Naturwissenschaften* 79: 267–278.
- HUME, I. D. & H. BIEBACH (1996): Digestive tract function in the long-distance migratory Garden Warbler, *Sylvia borin*. *J. Comp. Physiol. B* 166: 388–395.
- HURLEY, B. F., P. M. NEMETH, W. H. MARTIN III, J. M. HAGBERG, G. P. DALSKY & J. O. HOLLOSZY (1986): Muscle triglyceride utilization during exercise: effect of training. *J. Appl. Physiol.* 60: 562–567.
- JENNI, L. & S. JENNI-EIERMANN (1996): Metabolic responses to diurnal feeding patterns during the postbreeding, moulting and migratory period in passerine birds. *Funct. Ecol.* 10: 73–80. – (1998a): Fat and protein utilization during migratory flight. In: N. ADAMS & R. SLOTOW (eds): *Proc. 22 Int. Ornithol. Congr.*, Durban, University of Natal. – (1998b): Fuel supply and metabolic constraints in migrating birds. *J. Avian Biol.* 29:

- 521–528.
- JENNI, L., S. JENNI-EIERMANN, F. SPINA & H. SCHWABL (2000): Regulation of protein breakdown and adrenocortical response to stress in birds during migratory flight. *Am. J. Physiol.* 278: R1182–R1189.
- JENNI, L. & M. SCHAUB (2003): Behavioural and physiological reactions to environmental variation in bird migration: a review. S. 155–171 in: P. BERTHOLD, E. GWINNER & E. SONNENSCHNEIN (eds): *Avian Migration*. Springer, Heidelberg.
- JENNI, L. & R. SCHWILCH (2001): Plasma metabolite levels indicate change in body mass in Reed Warblers. *Avian Science* 1: 55–65.
- JENNI-EIERMANN, S. & L. JENNI (1991): Metabolic responses to flight and fasting in night-migrating passerines. *J. Comp. Physiol. B* 161: 465–474. – (1992): High plasma triglyceride levels in small birds during migratory flight: a new pathway for fuel supply during endurance locomotion at very high mass-specific metabolic rates? *Physiol. Zool.* 65: 112–123. – (1994): Plasma metabolite levels predict individual body-mass changes in a small long-distance migrant, the Garden Warbler. *Auk* 111: 888–899. – (1996): Metabolic differences between the postbreeding, moulting and migratory periods in feeding and fasting passerine birds. *Funct. Ecol.* 10: 62–72. – (1998): Habitat utilization and energy storage in passerine birds during migratory stopover. In: N. ADAMS & R. SLOTOW (eds): *Proc. 22 Int. Ornithol. Congr.*, Durban, University of Natal. – (2001): Postexercise ketosis in night-migrating passerine birds. *Physiol. Biochem. Zool.* 74: 90–101. – (2003): Interdependence of flight and stopover in migrating birds: possible effects of metabolic constraints during refueling on flight metabolism. S. 293–306 in: P. BERTHOLD, E. GWINNER & E. SONNENSCHNEIN (eds): *Avian Migration*. Springer, Heidelberg.
- JENNI-EIERMANN, S., L. JENNI, A. KVIST, Å. LINDSTRÖM, T. PIERSMA & G. H. VISSER (2002): Fuel use and metabolic response to endurance exercise: a wind tunnel study of a long-distance migrant shorebird. *J. Exp. Biol.* 205: 2453–2460.
- KLAASSEN, M. (1995): Water and energy limitations on flight range. *Auk* 112: 260–262. – (1996): Metabolic constraints on long-distance migration in birds. *J. Exp. Biol.* 199: 57–64.
- KLAASSEN, M. & H. BIEBACH (1994): Energetics of fattening and starvation in the long-distance migratory garden warbler, *Sylvia borin*, during the migratory phase. *J. Comp. Physiol. B* 164: 362–371.
- LEE, S.-H. & E. J. DAVIS (1979): Carboxylation and decarboxylation reactions. *J. Biol. Chem.* 254: 420–430.
- LIECHTI, F., M. KLAASSEN & B. BRUDERER (2000): Predicting migratory flight altitudes by physiological migration models. *Auk* 117: 205–214.
- LINDGÅRD, K., K. A. STOKKAN, Y. LE MAHO & R. GROSCOLAS (1992): Protein utilization during starvation in fat and lean Svalbard ptarmigan (*Lagopus mutus hyperboreus*). *J. Comp. Physiol. B* 162: 607–613.
- LUNDGREN, B. O. & K.-H. KIESSLING (1985): Seasonal variation in catabolic enzyme activities in breast muscle of some migratory birds. *Oecologia* 66: 468–471.
- MORI, J. G. & J. C. GEORGE (1978): Seasonal changes in serum levels of certain metabolites, uric acid and calcium in Canada Goose (*Branta canadensis interior*). *Comp. Biochem. Physiol.* 59B: 263–269.
- PETERS FUTRE, E. M., T. D. NOAKES, R. I. RAINE & S. E. TERBLANCHE (1987): Muscle glycogen repletion during active postexercise recovery. *Am. J. Physiol.* 253: E305–E311.
- PIERSMA, T. (1998): Phenotypic flexibility during migration. Optimization of organ size contingent on the risks and rewards of fuelling and flight? *J. Avian Biol.* 29: 511–520.
- PILO, B. & J. C. GEORGE (1983): Diurnal and seasonal variation in liver glycogen and fat in relation to metabolic status of liver and M. pectoralis in the migratory starling, *Sturnus roseus*, wintering in India. *Comp. Biochem. Physiol.* 74A: 601–604.
- ROBIN, J.-P., Y. CHEREL, H. GIRARD, A. GÉLEON & Y. LE MAHO (1987): Uric acid and urea in relation to protein catabolism in long-term fasting geese. *J. Comp. Physiol. B* 157: 491–499.
- ROMIJN, J. A., E. F. COYLE, L. S. SIDOSSIS, A. GASTALDELLI, J. F. HOROWITZ, E. ENDERT & R. R. WOLFE (1993): Regulation of endogenous fat and carbohydrate metabolism in relation to exercise intensity and duration. *Am. J. Physiol.* 265: E380–E391.
- ROMIJN, J. A., E. F. COYLE, L. S. SIDOSSIS, X.-J. ZHANG & R. R. WOLFE (1995): Relationship between fatty acid delivery and fatty acid oxidation during strenuous exercise. *J. Appl. Physiol.* 79: 1939–1945.
- ROSEBROUGH, R. W. & J. P. MCMURTRY (1993): Protein and energy relationships in the broiler chicken. II. Effects of protein quantity and quality on metabolism. *Br. J. Nutr.* 70: 667–678.
- ROTHER, H.-J., W. BIESEL & W. NACHTIGALL (1987): Pigeon flight in a wind tunnel. II Gas exchange and power requirements. *J. Comp. Physiol. B* 157: 99–109.
- SAHLIN, K., A. KATZ & S. BRÖBERG (1990): Tricarbalic acid cycle intermediates in human muscle during prolonged exercise. *Am. J. Physiol.* 259: C834–C841.
- SCHWILCH, R., A. GRATTAOLA, F. SPINA & L. JENNI (2002b): Protein loss during long-distance migratory flight in passerine birds: adaptation and constraint. *J. Exp. Biol.* 205: 687–695.
- SCHWILCH, R., L. JENNI & S. JENNI-EIERMANN (1996): Metabolic responses of homing pigeons to flight and subsequent recovery. *J. Comp. Physiol. B* 166: 77–87.
- SCHWILCH, R., T. PIERSMA, N. M. A. HOLMGREN & L. JENNI (2002a): Do migrants need a nap after a

- long non-stop flight? *Ardea* 90: 149–154.
- SCOW, R. O. & S. S. CHERNICK (1970): Mobilization, transport, and utilization of free fatty acids. S. 19–50 in: M. FLORKIN & E. H. STOTZ (eds): *Comprehensive Biochemistry*, 18. Elsevier, Amsterdam.
- SHAW, W. A. S., T. B. ISSEKUTZ & B. ISSEKUTZ Jr. (1975): Interrelationship of FFA and glycerol turnovers in resting and exercising dogs. *J. Appl. Physiol.* 39: 30–36.
- VOCK, R., E. R. WEIBEL, H. HOPPELER, G. ORDWAY, J.-M. WEBER & C. R. TAYLOR (1996): Design of the oxygen and substrate pathways. V. Structural basis of vascular substrate supply to muscle cells. *J. Exp. Biol.* 199: 1275–1688.
- WEBER, J.-M. (1988): Design of exogenous fuel supply systems: adaptive strategies for endurance locomotion. *Can. J. Zool.* 66: 1116–1121. – (1992): Pathways for oxidative fuel provision to working muscles: ecological consequences of maximal supply limitations. *Experientia* 48: 557–564.
- WEBER, J.-M., T. J. ROBERTS & C. R. TAYLOR (1993): Mismatch between lipid mobilization and oxidation: glycerol kinetics in running African goats. *Am. J. Physiol.* 264: R797–R803.

Manuskript eingegangen 21. Mai 2003
Bereinigte Fassung angenommen 9. September 2003