

ALLOMETRISCHE OOLOGIE

WAS MITTELWERTE UND POTENZFUNKTIONEN ÜBER VOGELEIER VERRATEN

Vogeleier sind Meisterwerke der Natur: Sie schützen und ernähren den Embryo und sind an die unterschiedlichen Bedürfnisse der einzelnen Vogelarten angepasst. Trotz ihrer ungeheuren Vielfalt unterliegen sie gemeinsamen Gestaltungsprinzipien, die deutlich machen, wie einzelne Parameter aufeinander abgestimmt sind, um einander widerstreitenden Anforderungen zu genügen.

Entstanden ist mein Interesse an Vogeleiern aus dem Bemühen heraus, außerschulische Lernorte mathematisch zu erkunden (vgl. Ullmann 2020). Glücklicherweise gibt es in Frankfurt eine reiche Auswahl, und seit einigen Jahren arbeite ich daran, dort gehaltvolle Mathematik freizulegen. Wie sich herausgestellt hat, ist das gar nicht so einfach. Im Zoo, im Grüneburgpark oder im Senckenbergmuseum: Biologisch Interessantes fällt dort schnell ins Auge – aber Mathematik?

Das Senckenbergmuseum, ein Naturkundemuseum, dessen Hauptattraktion Dinosaurierskelette mit z.T. echten versteinerten Knochen sind, beherbergt unter anderem eine Vogelausstellung mit Exponaten von über 800 Arten. Gefesselt wurde mein Blick von einer Vitrine, in der fünf Vogeleier zu sehen sind (vgl. Abb. 1): vom winzigen Kolibri-Ei bis zum Straußenei; auch ein Ei des ausgestorbenen Madagaskar-Straußes (*Aepyornis*), das sechsmal so groß wie ein Straußenei ist, findet sich dort. Natürlich lassen sich auch die zugehörigen Vögel in Augenschein nehmen, und so ging ich auf mathematische Spurensuche.



Abb. 1: Schaukasten im Senckenbergmuseum mit Vogeleiern. Eigenes Foto.

In einem ganz anderen Kontext stieß ich dann auf das Gesetz von KLEIBER (siehe weiter unten) und dadurch auf das ausgesprochen lesenswerte Buch *Scaling* von KNUT SCHMIDT-NIELSEN, das einige Passagen zu Vogeleiern enthielt. Hier fand ich spannende Biologie und schöne Sekundarstufenmathematik – der Kreis hatte sich geschlossen.

VOGELEIER

Nimmt man Vogeleier in Augenschein, springt unmittelbar deren Mannigfaltigkeit an Formen, Farben und Mustern ins Auge. Diese Vielfalt ist nicht nur ein ästhetisches Faszinosum, sondern kann zugleich mit einfachsten Mitteln untersucht und klassifiziert werden – und so nimmt es nicht wunder, dass sich Vogelkundler intensiv der Oologie (d.h. Vogeleierkunde) widmeten und zum Teil umfangreiche Sammlungen anlegten.¹



Abb. 2: Kasten aus der Vogeleiersammlung von MAX SCHÖNWETTER am Zentralmagazin Naturwissenschaftlicher Sammlungen der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg. Foto: HANS-JÜRGEN ALTNER. Der Abdruck erfolgt mit Genehmigung.

¹ Das bis heute einschlägige Werk zu Vogeleiern ist das *Handbuch der Oologie*, das – von MAX SCHÖNWETTER begonnen – in vier Bänden bzw. 47 Lieferungen von 1960 bis 1992 erschien. Der mathematische Teil findet sich in Band IV (1992), S. 1-178.

Auch die größte Sammlung an Vogeleiern in Deutschland (mehr als 19.000 Eier von fast 4.000 Vogelarten) geht auf MAX SCHÖNWETTER zurück und findet sich heute im Zentralmagazin Naturwissenschaftlicher Sammlungen der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg (vgl. Abb. 2).

Betrachtet man ein Vogelei aus mathematischer Perspektive, ist es vielleicht dessen Form, die die Neugierde zuerst erregt.² Im Folgenden soll es aber um einen Zusammenhang gehen, der erst auf den zweiten Blick augenfällig ist, dafür aber rasch zu biologischen Einsichten führt: Verbringt man nämlich viel Zeit mit der Beobachtung von Vögeln und ihren Eiern, fällt schnell auf, dass größere Vögel tendenziell größere Eier legen und diese auch länger bebrüten.³

Um einen Eindruck von der Variabilität der entsprechenden Daten zu vermitteln, beginne ich mit einigen Zahlen. Die Klasse der Vögel (*Aves*) umfasst weit über 10.000 Arten. Deren Körpergewicht⁴ reicht von weniger als 2g (Hummelkolibri *Mellisuga helenae*) bis zu mehr als 100kg (Afrikanischer Strauß *Struthio camelus*) über beinahe fünf Größenordnungen. Die Eigewichte überspannen einen Größenbereich von etwa 0,3g bis 1,5kg. Die Brutdauern schließlich schwanken zwischen 11 und ca. 90 Tagen.

ALLOMETRIE

Bereits an dieser Stelle kann der Schluss gezogen werden, dass kleine Vögel relativ gesehen – also bezogen auf ihr Körpergewicht – größere Eier legen.⁵ Solche Sachverhalte mathematisch zu beschreiben und dadurch hoffentlich besser zu verstehen, unternimmt die sogenannte Allometrie – was man etwas frei übersetzen könnte als Wissenschaft, Unterschiedliches auf ein gemeinsames Maß zu bringen. Eines der allometrischen Hauptwerkzeuge sind Skalengesetze der Art $y = a \cdot x^b$, die uns im Folgenden immer wieder begegnen werden. Den üblichen Gepflogenheiten entsprechend werden mit x und y Größen, mit a und b (feste) Parameter bezeichnet.

Skalengesetze stellen Zusammenhänge zwischen zwei Größen her. Damit drängt sich unmittelbar die Frage auf, wie sie sich verhalten, wenn man die Maßeinheiten (also die Skalen) verändert. Werden die Größen x und y in einer anderen Einheit $\hat{x} = \lambda \cdot x$ bzw. $\hat{y} = \mu \cdot y$ gemessen, folgt:

$$\hat{y} = \mu \cdot y = \mu \cdot a \cdot x^b = \mu \cdot a \cdot \left(\frac{\hat{x}}{\lambda}\right)^b = \mu \cdot a \cdot \lambda^{-b} \cdot \hat{x}^b$$

Definiert man einen neuen Parameter $\hat{a} = \mu \cdot a \cdot \lambda^{-b}$, ergibt sich

$$\hat{y} = \hat{a} \cdot \hat{x}^b.$$

Skalengesetze sind also insofern skaleninvariant, d.h. unabhängig von den Maßeinheiten, dass sich der allometrische Exponent b nicht ändert (wohl aber der Vorfaktor a , der entsprechend biologisch von geringerem Interesse ist).

² Vgl. dazu z.B. den jüngst in *Science* erschienen Aufsatz von STODDARD ET AL. (2017), in dem die Form der Vogeleier mit den Flugeigenschaften der jeweiligen Vögel in Verbindung gebracht wird.

³ Übrigens bebrüten nicht alle Vögel ihr Gelege selbst; die Großfußhühner (*Megapodiidae*) etwa nutzen in der Regel Bruthügel.

⁴ Hier und im Folgenden werde ich – physikalisch unzutreffend, aber den Gepflogenheiten der Ornithologie folgend – Massen als Gewichte bezeichnen und Kräfte entsprechend in Gramm-Äquivalent angeben.

⁵ Die naheliegende Vermutung, dass größere Vögel dafür ein größeres Gelege haben (also mehr Eier legen), ist allerdings unzutreffend.

Versucht man nun, biologische Daten über mehrere Größenordnungen und (biologische) Ordnungen hinweg allometrisch miteinander zu vergleichen und entsprechende Zusammenhänge zu formulieren, versteht sich fast von selbst, dass die Abweichungen vom Mittelwert oft beträchtlich sind und Ausnahmen zahlreich.⁶ Dass sich auf diese Weise trotzdem wesentliche Einsichten gewinnen lassen, versuche ich im Folgenden zu zeigen.⁷

WIE KOMMT MAN AN GUTE DATEN?

Schon früh sind in der Vogelkunde Daten über Körpergewicht, Eigewicht und Brutdauer zusammengetragen worden. *Locus classicus* ist der Aufsatz des Zoologen OSKAR HEINROTH (1922), in dem Daten von 436 Arten aufgelistet sind (vgl. Abb. 3).

| | Körpergewicht des Weibchens | Eigewicht | Verhältnis des Eigewichts zum Körpergewicht | Eizahl im Gelege | Verhältnis des Gelegegewichts zum Körpergewicht | Brutdauer-Tage |
|---|-----------------------------|-----------|---|------------------|---|----------------|
| 1. Afrikanischer Strauß, <i>Struthio camelus</i> u. s. w. | 90 kg | 1½ kg | $\frac{1}{60}$ 1 $\frac{3}{4}$ ‰ | gegen 15 | $\frac{1}{4}$ 25‰ | etwa 42 |
| 90. Graugans, <i>Anser anser</i> | 3–3½ kg | 175 g | $\frac{1}{19}$ 5 $\frac{1}{4}$ ‰ | 6–(10) | etwa $\frac{1}{3}$ 36‰ | 28–29 (H.) |
| 165. Jagdfasan, <i>Phasianus colchicus</i> | 900 g | 30 g | $\frac{1}{30}$ 3,3‰ | 13–17 | $\frac{1}{2}$ 50‰ | 24 (H.) |
| 430. Haussperling, <i>Passer domesticus</i> | 30 g | 3 g | $\frac{1}{10}$ 10‰ | 4–6 | $\frac{1}{2}$ 50‰ | 12–13 |

Abb. 3: Vier ausgewählte Einträge aus der Tabelle in Heinroth (1922).

Weil in dessen Einleitung immer wieder deutlich wird, wie sehr die Erhebung belastbarer Daten auf eine intime Sachkenntnis angewiesen ist, erlaube ich mir, etwas ausführlicher zu zitieren.⁸ Der über 100 Seiten umfassende Beitrag beginnt mit den Worten:

⁶ Schon die Frage, ob überhaupt sinnvoll gemittelt werden kann, ist umstritten. Die Klasse der Vögel etwa unterteilt sich in 44 Ordnungen. Davon umfasst die Ordnung der Sperlingsvögel (*Passeriformes*) bereits mehr als 60% aller Arten. Soll man nun die Vögel einfach über alle Ordnungen hinweg mitteln (und damit die Sperlingsvögel überrepräsentieren), oder erst getrennt über alle Ordnungen mitteln und anschließend noch einmal über die Mittelwerte der 44 Ordnungen? Oder ganz anders? Die einen halten solche Mittelungen generell für Unsinn, während andere darauf verweisen, dass ungeachtet der Bedenken solche Betrachtungen zu biologischen Einsichten führen. Ich halte es hier mit letzterer Fraktion. Dass das in jedem der hier betrachteten Fälle sinnvoll ist, wird in den jeweiligen Fachaufsätzen begründet. Für eine allgemeine Diskussion empfehle ich Kapitel 3 aus SCHMIDT-NIELSEN (1984).

⁷ Dabei stütze ich mich wesentlich auf Kapitel 4 und 5 des faszinierenden Buches *Scaling: Why is Animal Size so Important?* von KNUT SCHMIDT-NIELSEN. Zugrunde liegen Forschungsarbeiten von AMOS AR, CHARLES PAGANELLI und HERMANN RAHN aus den 1970er Jahren (vgl. RAHN, AR & PAGANELLI 1979).

⁸ Immer wieder stoße ich bei ausführlichen Zitaten auf Unverständnis. Wie aber soll man verstehen, dass Wissenschaft ein orts- und vor allem zeitemspannendes Gemeinschaftsunterfangen ist, wenn die Vorläufer unsichtbar bleiben? Erweisen wir der Vergangenheit also unseren Respekt, indem wir sie zu Wort kommen lassen. Darüber hinaus ist in dieser kulturvergesenen Zeit jede (mit Sorgfalt verfasste) Zeile, die gelesen wird, ein Gewinn.

Seit einer langen Reihe von Jahren beschäftige ich mich sowohl in meiner tiergärtnerischen als auch in meiner ausserdienstlichen Tätigkeit mit Beobachtungen über die natürliche und die künstliche Erbrütung von Vogeleiern. Ich habe daraufhin 1908 schon einmal im „Zoologischen Beobachter“, Jahrgang 49 Heft 1, eine Zusammenstellung von Trächtigkeits- und Brutdauern gegeben und sie im Laufe der Zeit in meinen Sonderheften allmählich recht vervollständigt. Dabei sei bemerkt, dass sich in den älteren Werken, besonders im NAUMANN,⁹ unglaublich viele falsche Angaben über die Länge der Brutdauern finden, die dann meist ohne Nachprüfung und Urteil auch in die neuesten Auflagen der üblichen Handbücher [...] übernommen sind. (HEINROTH 1922, S. 172)

Eine Ursache für die fehlerhaften Daten ist schnell ausgemacht:

Von der Voraussetzung ausgehend, dass die Brutdauer von der Größe des Vogels abhängig sein müsse, wurde die Zeit, die die Entwicklung des Keimlings erfordert, oft einfach erdacht und so ein Kreisschluss geschaffen. Es ist mir geradezu unverständlich, wie man so falsche Angaben über die doch leicht durch den Versuch festzustellenden Brutdauern z.B. der meisten Raubvögel und des Kiebitzes frei erfinden konnte – anders vermag ich es beim besten Willen nicht zu bezeichnen [...]. Der Fehler liegt, wie in der Vogel-Biologie so oft, in der fast mittelalterlichen Scheu vor dem Experiment, ohne das man aber in der Wissenschaft meist nicht auskommt. (EBD., S. 173)

Ganz so leicht wie eben behauptet ist es dann doch nicht, und so schildert HEINROTH anschließend sehr plastisch die Schwierigkeiten, valide Daten zu Brutdauer, Eigewicht und vor allem Körpergewicht erheben:

Die Ermittlung genauer Brutdauern ist nicht so einfach, wie man zunächst anzunehmen geneigt ist. Ich möchte dabei im folgenden unter Brutdauer die Zeit verstehen, die bei regelrechter, d.h. ungestörter Bebrütung eines frischen Eies bis zum Auskriechen des jungen Vogels verstreicht, d.h. also die Entwicklungsdauer des Keimlings bis zum Ausschlüpfen. Diese Zeitspanne braucht nicht genau der Zeitdauer zu entsprechen, in der der alte Vogel brütet, wenigstens nicht bei den Formen, deren Gelege aus mehreren oder gar aus vielen Eiern besteht. Manchmal werden bekanntlich die ersten Eier schon bebrütet, ehe die letzten gelegt sind. Dann kommen die Jungen auch zu verschiedener Zeit aus, wie z.B. bei der Blaurake und bei vielen Eulen. Ferner ist noch in Betracht zu ziehen, dass sich frische Eier anscheinend etwas schneller entwickeln als ältere. Hierfür erfolgt aber dann in der Natur ein Ausgleich insofern, als die zuerst gelegten, also älteren Eier während des Legens der folgenden schon so weit angebrütet werden, dass die Jungen schliesslich doch zugleich ausfallen, was für die meisten Nestflüchter lebenswichtig ist. Ich habe das bei Enten oft beobachtet. (EBD., S. 173 f.)

Nach einer kurzen Einlassung zu Eigewichten folgt:

Das Schwierigste sind die Vogelgewichte selbst. Nur in den wenigstens Fällen liegen in der Literatur gute Gewichtsangaben vor; in BREHM's Tierleben z.B. vermisst man sie fast völlig, und in den doch sonst auf Vollständigkeit Anspruch machenden „Vögeln der paläarktischen Fauna“ von HARTERT fehlen sie ganz.¹⁰ Die meisten Vögel werden ja als

⁹ JOHANN FRIEDRICH NAUMANN (1780-1857) gilt als Begründer der Vogelkunde. Sein einschlägiges Hauptwerk, die *Naturgeschichte der Vögel Deutschlands, nach eigenen Erfahrungen entworfen* (1820-1844), umfasst fast 400 Kupferstiche, die er selbst nach Lebendbeobachtungen anfertigte, und ist noch heute (auszugsweise) unter dem Titel *Die Vögel Mitteleuropas* in zahlreichen Ausgaben erhältlich.

¹⁰ Vgl. BREHM (1876-1879) und HARTERT (1910-1922). Die erste Auflage von ALFRED BREHM's Werk firmierte 1863-1869 noch unter dem Titel *Illustriertes Tierleben*; Werk und Autor

Beleg- und Museumsstücke gesammelt ohne Bedacht darauf, schon das frisch geschossene Tier gleich in jeder Weise für die Wissenschaft zu nutzen. [...] Viele bisher veröffentlichte Vogelgewichte sind für unsere Zwecke deshalb leider unbrauchbar, weil dabei kein Vermerk über Geschlecht und Körperzustand enthalten ist. Gerade dieser aber muss unbedingt berücksichtigt werden, wenn die Angabe überhaupt verwandt werden soll. Die vielen, namentlich in Jagdzeitungen verzeichneten Gewichte beziehen sich meist auf besonders schwere Tiere, mit denen sich der Erleger brüsten; sie kommen für unsere Zwecke nicht in Betracht. [...]

Zur Aufstellung guter Durchschnittsgewichte gehört große Übung, insbesondere dann, wenn man von einer Art nicht eine ganze Reihe von Gewichtsangaben zur Verfügung hat. Ich habe [...] möglichst das Gewicht des mittelgenährten Weibchens zu Grunde gelegt, in der Annahme, dass nur dieses für die Grösse der Eier bestimmend ist, auch bei den Arten, bei denen das Weibchen nur die Hälfte des Männchens wiegt (z.B. Auerhuhn und Moschusente) oder umgekehrt (Sperber). Ich ziehe hier also nicht das Durchschnittsgewicht der Art in Betracht, das durch das arithmetische Mittel aus den Gewichten beider Geschlechter auszudrücken wäre. Da die jungen Auerhühner z.B. zunächst alle gleich groß sind, so entsprechen sie anfangs gewissermassen alle der weiblichen Form, denn die Hähne überholen ihre Schwestern erst späterhin im Wachstum. Auf die Grösse der Eier hat das befruchtende Männchen natürlich keinen Einfluss, denn unbefruchtete Eier haben dasselbe Gewicht wie befruchtete, und das *Cairina*-Ei z.B. hat auch dann die regelrechte Grösse, wenn es einen *Plectropterus*-Mischling ergibt. (EBD., S. 178-180)

Zu einer möglichen Gesetzmäßigkeit über alle Vogelarten hinweg schreibt HEINROTH eher skeptisch:

Nun noch einige Worte über die herrschenden Ansichten, in welchem Verhältnis die Eigrösse zur Körpergrösse stehen soll. Es gilt als feststehend, und das ist im allgemeinen auch dann richtig, wenn wir Vögel einer Gruppe unter sich vergleichen, dass die kleinen Vögel relativ grössere Eier legen als die grossen. Ferner wird darauf hingewiesen, dass wenig entwickelt zur Welt kommende Junge aus kleinen Eiern hervorgehen sollen; zugleich müsse es sich hierbei um verhältnismässig kurze Brutdauern handeln. Umgekehrt soll zur Erreichung eines voll bewegungsfähigen, mit entwickelten Sinneswerkzeugen ausgestatteten jungen Vogels ein grosses Ei mit längerer Brutdauer erforderlich sein, und schließlich – darauf hat besonders DES MURS¹¹ aufmerksam gemacht, – müsse die Grösse des Eies von der Grösse des Geleges insofern beeinflusst werden, als je grösser die Stückzahl ist, desto kleiner das einzelne Ei sein wird. Alle diese Erwägungen erscheinen von weitem gesehen gut und mechanistisch wohl begründet; sie stimmen auch ganz im allgemeinen für eine grosse Anzahl von Vogelgruppen, man ist aber bei näherem Zusehen darüber erstaunt, wie oft viele dieser Regeln durchbrochen werden. Man merkt nämlich bald, dass mechanistisch nichts im Wege steht, wenn z.B. Vögel, die nur ein einziges Ei legen, trotzdem ein kleines Ei haben, es sehr lange bebrüten und doch nur einen hilflosen Nesthocker hervorbringen, wie z.B. *Sula*. (EBD., S. 180)

erfreuten sich allerdings rasch großer Beliebtheit, so dass man ab der zweiten Auflage 1876-1879 einfach von *Brehms Thierleben* sprach.

¹¹ MARC ATHANASE PARFAIT CÉLLET DES MURS (1804-1894) veröffentlichte zahlreiche Abhandlungen zur Ornithologie und insbesondere zur Oologie; auf welche davon sich HEINROTH bezieht, konnte ich leider nicht ermitteln.

WIE PASST DAS EI-GEWICHT ZUM KÖRPERGEWICHT?

Die drei Physiologen AMOS AR, CHARLES PAGANELLI und HERMANN RAHN sahen die Sache 50 Jahre später weniger skeptisch und scheuten auch nicht vor der problematischen Mittelwertbildung zurück.¹² Auf der Grundlage von über 800 Daten publizierten sie im Jahr 1975 folgenden allometrischen Zusammenhang zwischen dem Gewicht eines Vogels M (in Gramm) und dem Gewicht des zugehörigen Eies m (in Gramm):¹³

$$m = 0,28 \cdot M^{0,77}. \quad (*)$$

Ermittelt wurde diese Gleichung durch einen ebenso einfachen wie eleganten mathematischen Trick, der (nicht nur) in der Biologie üblich ist: Gesucht seien die Parameter a und b für einen funktionalen Zusammenhang der Form

$$y = a \cdot x^b.$$

Logarithmieren beider Seiten liefert

$$\log(y) = \log(a \cdot x^b).$$

Anwendung der Logarithmengesetze führt zu

$$\log(y) = \log(a) + b \cdot \log(x),$$

so dass sich schließlich für die logarithmierten Größen $\tilde{y} = \log(y)$ und $\tilde{x} = \log(x)$ ein linearer Zusammenhang ergibt:

$$\tilde{y} = b \cdot \tilde{x} + \tilde{a},$$

wobei b der Geradensteigung und $\tilde{a} = \log(a)$ dem y-Achsen-Abschnitt entspricht.

Um die Parameter zu ermitteln, legt man also einfach eine Regressionsgerade durch die logarithmisch skalierten Datenpaare und kann dann die gesuchten Parameter unmittelbar ablesen.

Der Korrelationskoeffizient der logarithmierten Daten ist im vorliegenden Fall mit 0,973 sehr hoch. Setzt man nun allerdings probenhalber die Körpergewichte der vier Vögel aus Abb. 3 in Gleichung (*) ein und vergleicht das gemessene mit dem errechneten Eigewicht, gewinnt man einen ersten Eindruck von den beträchtlichen Streuungen:

| Tierart | Körpergewicht | Eigewicht, gemessen | Eigewicht, errechnet |
|---------|---------------|---------------------|----------------------|
| Strauß | 90 kg | 1.500 g | 1.800 g |
| Gans | 3,5 kg | 175 g | 150 g |
| Fasan | 900 g | 30 g | 50 g |
| Spatz | 30 g | 3 g | 4 g |

¹² In dem hier zugrundeliegenden Aufsatz RAHN, PAGANELLI & AR (1975) wird die methodische Problematik durchaus erkannt und ausführlich diskutiert.

¹³ Wie oben erwähnt, interessiert uns hier und im Folgenden nur der allometrische Exponent; der Vorfaktor wird der Vollständigkeit halber mit angegeben.

Die Streuung lässt sich selbstverständlich auch mathematisch präzise(r) angeben:¹⁴ Das 68%-Konfidenzintervall – also der Bereich um die Regressionslinie, in dem sich 68% aller Daten befinden – für das errechnete Eigewicht ist $[0,7 \cdot m ; 1,4 \cdot m]$.¹⁵

WIE DICK IST DIE EI-SCHALE?

Größere Eier (vgl. Abb.4) haben tendenziell dickere Schalen. Mit denselben Methoden wie im vorigen Abschnitt ermittelten die drei Physiologen im Jahr 1979 für die Dicke der Eischale d (in mm) folgende Gleichung:

$$d = 5,7 \cdot 10^{-2} \cdot m^{0,46}.$$

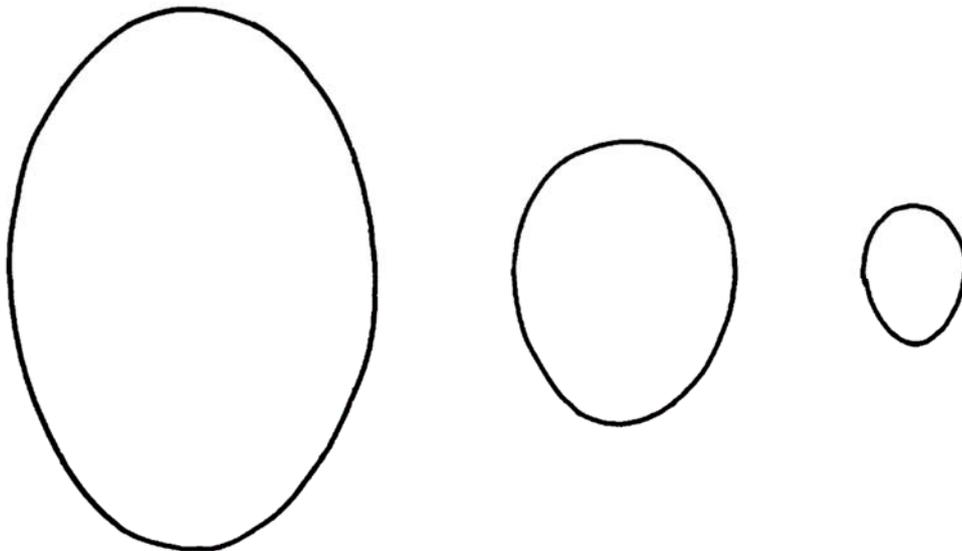


Abb.4: Die Eier von Gans, Fasan und Spatz im Größenvergleich (ungefähr 4/5 natürlicher Größe); zum Straußenei vgl. den Umriss unten rechts. Eigene Zeichnung nach Hauber (2014) und Harrison & Castell (2004).

Setzt man wieder einige Zahlenwerte ein (zu den gemessenen Dicken vgl. AR, RAHN & PAGANELLI 1979, S. 333), ergibt sich:

| Tierart | Eigewicht | Eischale, gemessen | Eischale, errechnet |
|---------|-----------|--------------------|---------------------|
| Strauß | 1.500 g | 2,2 mm | 1,6 mm |
| Gans | 175 g | 0,74 mm | 0,6 mm |
| Fasan | 30 g | 0,31 mm | 0,3 mm |
| Spatz | 3 g | 0,10 mm | 0,1 mm |

¹⁴ Die technischen Details finden sich in RAHN, PAGANELLI & AR (1975), S. 750-752.

¹⁵ Dass die Intervallgrenzen des Konfidenzintervalls mit einer multiplikativen Konstante versehen sind, liegt daran, dass die Regressionsgerade an die logarithmierten Werte angepasst wird; aus der additiven Standardabweichung $\tilde{y} \pm \tilde{s}$ wird nach dem Potenzieren $10^{\tilde{y} \pm \tilde{s}} = 10^{\tilde{y}} \cdot 10^{\pm \tilde{s}}$, mit $\tilde{s} = \log(s)$ also $y \cdot s$ bzw. $y \cdot s^{-1}$.

Das 68%-Konfidenzintervall lautet in diesem Fall $[0,8 \cdot m ; 1,2 \cdot m]$.

Die Dicke der Schale hat natürlich mit der mechanischen Stabilität der Eier zu tun. Wie sich herausstellt (vgl. EBD., S. 334 f.), ist die Kraft F (in Gramm), bei der ein Ei zerbricht, proportional zum Quadrat der Schalendicke; als allometrischer Exponent ergibt sich mit hin das Doppelte von 0,46, also 0,92. Die vollständige Gleichung lautet (vgl. EBD., S. 332):

$$F = 51 \cdot m^{0,92}.$$

Damit kann man folgende Frage rechnerisch angehen: Welches Gewicht hätte ein Ei, das das volle Gewicht des brütenden Vogels gerade noch tragen könnte? Wie schwer wäre der brütende Vogel? Mit dem Ansatz $M = F$ folgt

$$M = 51 \cdot m^{0,92}.$$

Unter Verwendung von (*) ergibt sich

$$M = 51 \cdot (0,28 \cdot M^{0,77})^{0,92}.$$

Vereinfachen führt zu $M^{0,29} = 15,8$. Daraus ergibt sich unmittelbar das Vogelgewicht M mit 13,6 kg und – durch Einsetzen in (*) – das Gewicht des Eies m mit 430 g. Offenbar setzen sich brütende Vögel nicht mit ihrem vollen Gewicht auf das Ei...¹⁶

IST DER VOGEL IM EI GUT VERSORGT?

Alles was ein Vogelembryo zum Wachsen benötigt, ist im Ei enthalten – mit einer wichtigen Ausnahme: Sauerstoff. Er diffundiert durch die Eischale ins Innere, während Kohlendioxid nach außen abtransportiert werden muss. Ein 60g-Hühnerer beispielsweise atmet während der Brutzeit ca. 6 Liter (8,6g) Sauerstoff ein und 4,5 Liter (8,8g) Kohlendioxid aus (vgl. RAHN, AR & PAGANELLI (1979), S. 46).¹⁷

Weil das Material der Schale – im Wesentlichen Calciumcarbonat – für Gase undurchlässig ist, besitzt die Eischale tausende von Poren, durch die O₂ und CO₂ diffundieren. Deren effektive Diffusionsfläche A (in mm²) ist (vgl. AR ET AL. 1974, S. 155):

$$A = 9,2 \cdot 10^{-3} \cdot m^{1,24}.$$

Um den Embryo mit ausreichend Sauerstoff zu versorgen, muss der Gasstrom G richtig skalieren: Aus physikalischen Gründen ist er proportional zur Diffusionsfläche A und umgekehrt proportional zur Schalendicke d :

$$G \sim \frac{A}{d} \sim \frac{m^{1,24}}{m^{0,46}} \sim m^{0,78}.$$

¹⁶ Um der Wahrheit die Ehre zu geben: Es ist – auch bei großen Vögeln – eher selten, dass Eier in ihrem Nest zerbrechen. Bei der mechanischen Beanspruchung spielt das Gewicht des brütenden Vogels wohl eine untergeordnete Rolle, da es sich auf eine relativ große Fläche verteilt (vgl. SCHMIDT-NIELSEN 1984, S. 54). Bei der obigen Rechnung handelt es sich also um eine – wenn vielleicht auch schulmathematisch hübsche – Spielerei.

¹⁷ Die Umrechnung von Liter in Gramm erfolgt über die relativen Atommassen. Definitionsgemäß hat ein Mol des Kohlenstoffisotops ¹²C eine Masse von 12g, ein Mol O₂ entsprechend 32g. Ein Mol eines Gases nimmt unter Normalbedingungen ein Volumen von 22,4 Liter ein. Sechs Liter O₂ entsprechen also

$$\frac{6l}{22,4l} \cdot 32g = 8,6g.$$

Dieser Exponent passt hervorragend zum sogenannten Gesetz von KLEIBER; dieses besagt, dass der Metabolismus eines Tieres (und damit sein Sauerstoffbedarf) mit $M^{0,75}$ skaliert.¹⁸ Geht man davon aus, dass Eigewicht und Körpergewicht des Schlüpfings proportional sind,¹⁹ greift alles ineinander: Schalendicke und Diffusionsporen sind offenbar so aufeinander abgestimmt, dass Embryos aller Größen ausreichend mit Sauerstoff versorgt werden.

Die Sache hat allerdings eine Kehrseite. Durch die Schale verliert das Ei nicht nur Kohlendioxid, sondern auch Wasser, das als Wasserdampf durch die Poren diffundiert. Da der allometrische Exponent des Gasstroms G für alle Gase gilt, verlieren kleinere Eier anteilig mehr Wasser als große Eier, was die Gefahr des Austrocknens birgt. Dem begegnen kleinere Vögel mit einer kürzeren Brutdauer B (in Tagen). RAHN & AR (1974) geben auf S. 147 an:

$$B = 12 \cdot m^{0,22}.$$

Der gesamte Wasserverlust W , der sich aus dem Produkt von Gasstrom G und Brutdauer B ergibt, ist also:

$$W \sim G \cdot B \sim m^{0,78} \cdot m^{0,22} \sim m.$$

Der Wasserverlust ist proportional zum Eigewicht – alle Eier verlieren also während der Brutzeit (im Mittel) denselben Gewichtsanteil: etwa 15%.²⁰ Auch hier liste ich noch einmal die Zahlenwerte:²¹

| Tierart | Wasserverlust pro Tag | Brutzeit | Wasserverlust gesamt | Gewichtsanteil |
|---------|-----------------------|----------|----------------------|----------------|
| Strauß | 3.700 mg/d | 42 d | 155 g | 10% |
| Gans | 970 mg/d | 29 d | 28 g | 16% |
| Fasan | 230 mg/d | 24 d | 5,5 g | 18% |
| Spatz | 31 mg/d | 13 d | 0,4 g | 13% |

Alle Parameter – Gewicht, Schalendicke, Diffusionsfläche und Brutdauer – sind also sorgsam aufeinander abgestimmt, um den Vogelembryo optimal zu versorgen und gleichzeitig vor dem Austrocknen zu schützen: eine faszinierende allometrische Einsicht!²²

¹⁸ Als Erstpublikation wird üblicherweise KLEIBER (1932) zitiert, in der dieser Zusammenhang in dieser Schärfe allerdings gar nicht postuliert wird. KLEIBER experimentiert mit verschiedenen allometrischen Exponenten und kommt zu dem vorsichtigen Schluss, dass der Exponent drei Viertel die Daten besser beschreibt als die durch BERGMANN (1848) u.a. theoretisch nahegelegten zwei Drittel – aber das ist eine andere Geschichte (vgl. Anhang).

¹⁹ Das ist tatsächlich der Fall: Das Gewicht des neugeborenen Vogels beträgt ziemlich genau zwei Drittel des frisch gelegten Eies (vgl. HEINROTH 1922, S. 285).

²⁰ Vgl. RAHN, AR & PAGANELLI (1979), S. 46; dort findet sich auch eine physiologische Erklärung.

²¹ Die Werte für den Wasserverlust in $\text{mg} \cdot \text{d}^{-1} \cdot \text{torr}^{-1}$ stammen aus AR ET AL. (1974), S. 154, und sind von mir mit dem Wert $\Delta p = 35 \text{ torr}$ aus RAHN & AR (1974), S. 150, auf $\text{mg} \cdot \text{d}^{-1}$ umgerechnet worden.

²² Dass die Faszination des Vogeleies und die Suche nach allometrischen Zusammenhängen bis heute anhält, zeigen z.B. JUANG ET AL. (2017) und ROTENBERRY & BALASUBRAMANIAM (2020).

ANHANG

Im seinem berühmten Buch *Ueber die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse* aus dem Jahr 1848 schreibt CARL BERGMANN:

Für den Grad von Wärme, um welchen ein Thier sich über seine Umgebung zu erheben vermag, ist das Verhältniss seines Volumens zu seiner Oberfläche natürlich von grosser Wichtigkeit.

Die Oberfläche ist ein einfacher und genau zu ermittelnder Factor für die Wärmeverluste, dessen Werth, zusammengenommen mit der Beschaffenheit dieser Oberfläche (Bedeckung mit Haaren u.s.w.), der Differenz zwischen Temperatur des Thieres und des umgebenden Mediums und Beschaffenheit dieses Mediums (ob es Luft oder Wasser ist) die Wärmeverluste bestimmt.

Das Volumen des Thieres dagegen wird als Maass für die mögliche Wärmebildung betrachtet werden können. Gewiss ist in gleichem Volumen sowohl verschiedener Thiere als auch desselben Thieres zu verschiedener Zeit die Wärmebildung sehr verschieden. Aber man wird es nicht gewagt finden, wenn wir annehmen, dass es für die Wärmebildung ein Maximum gebe, in der Art, dass ein gewisses Quantum animalischer Substanz im lebenden Körper nicht im Stande ist, mehr als ein gewisses Quantum Wärme in einer gegebenen Zeit zu liefern.

Nun vergrössern oder vermindern sich ja der cubische Inhalt von Körpern und die Ausdehnung ihrer Oberfläche nicht nach demselben Verhältnisse, sondern, wenn wir die einzelnen Dimensionen eines Körpers z.B. sämmtlich im Verhältnisse von 1 zu 2 vergrössern, so wächst die Oberfläche von 1 zu 4 und der cubische Inhalt von 1 zu 8.

Es ist also entschieden, dass die Thiere, je grösser sie sind, um so weniger Wärme um Verhältniss zu ihrer Grösse zu bilden brauchen, um eine gewisse Erhöhung ihrer Temperatur über die der Umgebung zu gewinnen.

Dieses Gesetz muss von grossem Einflusse auf die Lebensweise der warmblütigen Thiere sein. [...]

Freilich sind gegenwärtig noch zu wenig einiger Maassen genaue Angaben über die Werthe möglich, welche bekannt sein müssten, wenn man die Factoren der Warmblütigkeit für ein Thier genauer bestimmen oder verschiedene Thiere in dieser Beziehung vergleichen wollte. Aber ganz im Groben lassen sich doch praktische Folgerungen an diese Betrachtungsweise knüpfen. Wir können immer erwarten, bei grössern Warmblütern die respiratorischen Werthe, auf Gewichtseinheiten des Körpers reducirt, geringer zu finden, als bei kleinern: ein Gramm eines grossen Thieres muss im Allgemeinen weniger athmen, als ein Gramm eines kleineren.

Aus diesen Überlegungen lässt sich unmittelbar ein allometrischer Zusammenhang folgern: Sei l die Längendimension. Wenn die Wärmeverluste proportional zur Oberfläche $O \sim l^2$ sind und die Energieproduktion proportional zum Volumen $V \sim l^3$, dann gilt im thermischen Gleichgewicht für die Respiration R :

$$R \sim O \sim l^2 \sim (l^3)^{2/3} \sim V^{2/3} \sim M^{2/3}.$$

Am bekanntesten ist BERGMANN freilich für die nach ihm benannte Regel, die sich ebenfalls aus obigen Gedanken ergibt.²³

²³ Zur BERGMANNschen Regel vgl. die beiden Überblicksaufsätze MEIRI (2011) sowie WATT, MITCHELL & SALEWSKI (2010).

LITERATUR

- AR, AMOS ET AL. (1974): The Avian Egg: Water Vapor Conductance, Shell Thickness, and Functional Pore Area. *Condor* 76, S. 153-158.
- AR, RAHN & PAGANELLI (1979): The Avian Egg: Mass and Strength. *Condor* 81, S. 331-337.
- BERGMANN, CARL (1848): *Ueber die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse*. Vandenhoeck und Ruprecht.
- BREHM, ALFRED (1876-1879): *Brehms Tierleben*. 10 Bände. Bibliographisches Institut.
- HARRISON & CASTELL (2004): *Jungvögel, Eier und Nester der Vögel Europas*. Aula.
- HARTERT, ERNST (1910-1922): *Die Vögel der paläarktischen Fauna*. 3 Bände. Friedländer.
- HAUBER, MARK (2014): *The Book of Eggs: A Lifesize Guide to the Eggs of Six Hundred of the World's Bird Species*. Ivy.
- HEINROTH, OSKAR (1922): Die Beziehung zwischen Vogelgewicht, Eigewicht, Gelegegewicht und Brutdauer. *Journal für Ornithologie* 70, S. 172-285.
- JUANG, JIA-YANG ET AL. (2017): The avian egg exhibits general allometric invariances in mechanical design. *Scientific Reports* 7, 14205.
- KLEIBER, MAX (1932): Body size and metabolism. *Hilgardia* 6, S. 315-353.
- MEIRI, SHAI (2011): Bergmann's Rule – What's in a Name. *Global Ecology and Biogeography* 20/1, S. 203-207.
- NAUMANN, JOHANN FRIEDRICH (1820-1844): *Naturgeschichte der Vögel Deutschlands, nach eigenen Erfahrungen entworfen*. Fleischer.
- RAHN & AR (1974): The Avian Egg: Incubation Time and Water Loss. *Condor* 76, S. 147-152.
- RAHN, PAGANELLI & AR (1975): Relation of Avian Egg Weight to Body Weight. *Auk* 92, S. 750-765.
- RAHN, AR & PAGANELLI (1979): How Bird Eggs Breathe. *Scientific American* 240/2, S. 46-55.
- ROTEBERRY & BALASUBRAMANIAM (2020): Estimating egg mass–body mass relationships in birds. *Auk* 137, ukaa019, <https://doi.org/10.1093/auk/ukaa019>
- SCHMIDT-NIELSEN, KNUT (1984): *Scaling: Why is Animal Size so Important?* Cambridge University.
- SCHÖNWETTER, MAX (1960-1992): *Handbuch der Oologie*. 4 Bände. Akademie.
- STODDARD, MARY ET AL. (2017): Avian egg shape: Form, function, and evolution. *Science* 356, S. 1249-1254.
- ULLMANN, PHILIPP (2020): *Some Remarks on 'Good' Tasks in Mathematical Outdoor Activities*. In: LUDWIG, MATTHIAS ET AL. (Hrsg.): *Research on Outdoor STEM Education in the digital Age*. WTM, S. 171-178.
- WATT, MITCHELL & SALEWSKI (2010): Bergmann's rule; a concept cluster? *Oikos* 119, S 89-100.