

# Luscinia



Ornithologische Zeitschrift  
der Vogelkundlichen Beobachtungsstation Untermain e.V.

Band 46 Heft 5/6 1990

LUSCINIA 46|Heft 5/6|Seite 255-302|Frankfurt/Main 1990

## TEMPERATURREGULATION BEI VÖGELN I. Thermoregulatorische Verhaltensweisen

von ROLAND PRINZINGER

(Zeichnungen von E. Mostafawy)

AK Stoffwechselfysiologie der Universität Frankfurt

Meinem Lehrer Prof. Dr. Erwin Kulzer gewidmet

1. Einleitung
2. Körpertemperaturen bei Vögeln
3. Energiehaushalt
4. Temperaturregulation (Thermoregulation)
  - 4.1 Übersicht
  - 4.2 Thermoregulatorische Verhaltensweisen
    - 4.2.1 Einpassungen in den Lebensraum
    - 4.2.2 Verhalten im sozialen Verband
    - 4.2.3 Individualverhalten zur Thermoregulation
    - 4.2.4 Hecheln
    - 4.2.5 Nahrungsgewohnheiten
    - 4.2.6 Besondere Mechanismen
5. Literaturverzeichnis
6. Anhang

### 1. Einleitung

#### Vögel als endotherme Organismen

Vögel gehören zusammen mit den Säugern zu den endothermen Organismen. Sie zeichnen sich dadurch aus, daß sie in der Lage sind, ihre Körpertemperatur unter normalen Bedingungen (s. weiter unten) unabhängig von der herrschenden Umgebungstemperatur auf einem relativ hohen Niveau in einem weiten Regelbereich endogen konstant zu halten. Dies unterscheidet sie deutlich von den exothermen Organismen, deren Körpertemperatur im wesentlichen durch die exogene Umgebungstemperatur bestimmt wird und mit dieser stark schwankt. Zwischen beiden Großgruppen gibt es fließende Übergänge. Ursprünglich wurden beide physiologischen Gruppen in Homoiotherme (Gleichwarme oder Warmblütler) und Poiki-

lotherme (Wechselwarme oder Kaltblütler) eingeteilt. Tatsache ist aber, daß ein "gleichwarmer Warmblütler" große Körpertemperaturschwankungen bis nahe dem Gefrierpunkt aufweisen kann (z.B. Winterschläfer oder Vögel in Torpor) und die "wechselwarmen Kaltblütler" mitunter sehr konstant hohe Körpertemperaturen zeigen können (z.B. manche "warmblütige" Haie, Fische und Insekten, die Körpertemperaturen bis 40 °C aufweisen können).

Relativ unbestritten ist die Tatsache, daß schon große Dinosaurier (Reptilien der Trias- bis Kreidezeit vor etwa 225 bis 65 Millionen Jahren) und Therapsiden (Reptilien-Vorläufer der Säuger zur Triaszeit) zu den endothermen Organismen gehört haben. Ihre Knochen weisen die für diese Gruppe typischen Haver'schen Kanäle auf, die der besseren Durchblutung und Isolation dienen. Je nach evolutionärer Betrachtungsweise kann man davon ausgehen, daß die Endothermie entweder (mindestens) dreimal parallel nebeneinander konvergent entwickelt wurde (Säuger, Vögel, Dinosaurier) oder daß es doch einen gemeinsamen Vorfahren aller drei Gruppen gegeben hat, der bereits in der Lage war, seine Körpertemperatur auf einem hohen Niveau endogen zu regeln. Gerade der letzte Ansatz ist noch zu überprüfen, würde er doch viele überraschende Gemeinsamkeiten von Vögeln und Säugern relativ einfach erklären können (zur Evolution der Vögel s. z.B. Feduccia, 1984).

Der unterscheidende physiologische Parameter beider Gruppen ist also die Fähigkeit, die Körpertemperatur unabhängig von der Umgebungstemperatur auf einem hohen Niveau zu regeln. In der Höhe der Körpertemperatur sind beide endothermen Gruppen allerdings deutlich unterschieden (s. weiter unten).

#### Lebensräume der Vögel unter dem Aspekt Thermoregulation

Die Eigenschaft der Endothermie hat die Vögel wie die Säuger dazu befähigt, nahezu alle Extrembiotope der Welt erfolgreich zu besiedeln.

Wir finden Vögel z.B. im äußersten Nordostzipfel Europas, dem Workutabecken, in dem eine durchschnittliche Umgebungstemperatur von -7 °C herrscht. Im Monatsmittel findet man hier im Januar Werte von -25 bis -30 °C. Spitzenwerte liegen bei jährlich -50 °C. Etwa 240 Tage des Jahres liegt Schnee. In jedem Winter herrschen 15 - 20 mehrtägige Schneestürme ("Purgas") mit Windgeschwindigkeiten von 20 bis 30, in Böen auch über 40 m/s. In

diesem Biotop leben kleine, nur 10 bis 12 g schwere Vögel, wie z.B. der Birkenzeisig (*Acanthis flammea*) und die Weidenmeise (*Parus montanus*). Oft übersehen wir, daß diese kleinen Vögel weitaus größere Belastungen ertragen müssen, als die relativ großen Pinguine der Antarktis.

Auf der anderen Seite finden wir bis zu 900 g schwere, pechschwarze Kolkraben (*Corvus corax ruficollis*) in der Negev-Wüste. Hier herrschen durchschnittliche Sommertagstemperaturen von +36 bis +42 °C. Spitzenwerte liegen bei +54 °C (jeweils im Schatten gemessen). Die solare Einstrahlung beträgt zwischen 300 und 365 J/cm<sup>2</sup>\*h. Sie erreicht damit Werte, die die Wärmeproduktion der hier lebenden Vögel -bezogen auf die Körperoberfläche- um das 3- bis 4-fache übersteigt. Freies Wasser ist zudem extrem rar.

#### Einige Wetterrekorde

Obige Beispiele geben langfristige Dauerbelastungen wieder, die natürlich von größerer Bedeutung sind, als kurzfristige Extremwerte. Aber auch die Rekordbelastungen geben einen Einblick in die Belastbarkeit der biologischen Systeme. Einige sollen deshalb hier aufgeführt werden (Quelle: Information des Wetterdienstes im Flughafen Bremen):

Die größte Temperaturdifferenz lag bei Olekminsk/UDSSR mit Werten zwischen -60 °C und +63 °C. Die geringsten Schwankungen in der Umgebungstemperatur fand man auf Saipan/Marianen-Inseln: +13 bis +19 °C im Jahresmittel. Die tiefste Temperatur maß man mit -89,2 °C in Vostock/Antarktis. Der Kältepol hat eine durchschnittliche Umgebungstemperatur von -58 °C.

Der Welt größtes Dauerfrostgebiet liegt in Magadan/UDSSR mit 1310 m Tiefe. Der heißeste Ort der Welt ist mit +32 °C Jahresmittel Lugh Ganane in Somalia. Bisher regenfrei und damit das trockenste Gebiet der Erde ist Calamba in der Atakama-Wüste in Chile. Die meisten Regentage, das heißt die feuchteste Region der Welt, findet man ebenfalls in Chile und zwar in Bahia Felix (348 Tage Regen pro Jahr im Mittel). Die durchschnittlich bisher höchste Regenmenge mit 11,80 m ist auf dem Berg Waialeale auf Hawaii (die höchste Regenmenge/Tag fiel am 16.3.52 mit 1,82 m in Cilaos/Insel Reunion). Mit 97 % "Brenndauer" zeigt die Sahara die höchste Sonnenmenge aller Erdregionen. In Indonesien (Bogor auf Java) gewittert es im Mittel an 322 Tagen.

## Wo liegt das Problem?

Auf der einen Seite werden kleine Vögel also mit der Gefahr eines extremen Wärmeverlustes bei gleichzeitigem Nahrungsmangel konfrontiert, auf der anderen Seite stehen große Vögel unter der ebenso großen Gefahr der schnellen Überhitzung bei extremem Wassermangel.

Vögel haben wie die Säuger erfolgreiche Strategien gegen diese Herausforderungen ihres Lebensraumes evolviert, die ungeachtet der äußeren, abiotischen, extremen Umweltbedingungen - besonders natürlich der Umgebungstemperaturen - den endothermen Zustand aufrecht erhalten.

In der folgenden Darstellung sollen einige dieser thermoregulatorischen Mechanismen vorgestellt werden. Entsprechend dem Umfang der eingesetzten Strategien ist es dabei notwendig, die einzelnen Aspekte auf verschiedene, aufeinanderfolgende Beiträge zu verteilen.

## 2. Körpertemperaturen bei Vögeln

### Vergleich von Vögeln und Säugern

Wie schon oben erwähnt, haben Vögel eine hohe Körpertemperatur. Vergleichsbasis (intraspezifisch und interspezifisch) für die Körpertemperatur ist ihr Wert (ebenerich) während der Ruhephase, nüchtern und in thermischer Neutralität (s. unten). Unter diesen Umständen haben Vögel eine "normale" Körper(kern)temperatur, die zwischen rund +38 bis +40 °C liegt, also um rund 2-5 °C höher als die der Säuger. Die Körpertemperatur wird in der Regel kloakal oder im Proventrikulus gemessen. Tab. 1 gibt einige Beispiele für Körpertemperaturen an. Die in der Tabelle zu beobachtenden Differenzen zwischen den einzelnen Arten sind kritisch zu werten. Entgegen der Meinung zahlreicher Autoren muß wohl davon ausgegangen werden, daß es keine wesentlichen intraspezifischen Unterschiede in der Ruhetemperatur der Vögel gibt. Die Differenzen sind wohl eher meßtechnischer Natur. Eventuell weisen größere Vögel etwas geringere Werte (bis zu 2 °C) auf. Dies wäre physiologisch mit geringeren Auskühlungsraten und daher einer größeren Gefahr einer Überhitzung zu begründen. Relativ niedrige Körpertemperaturen werden auch von Pinguinen (Sphenisciformes) und Röhrennasen (Procellariiformes) berichtet (siehe auch Anhang).

**Tab. 1.** Einige Beispiele für mittlere Körpertemperaturen (Bereiche) bei ruhenden Vögeln in der Ruhe- und Aktivitätsperiode in °C; Werte bei den Gruppen z.T. gerundet. Es ist deutlich zu erkennen, daß es zwischen den einzelnen Arten nur sehr geringe Unterschiede gibt, die zudem wahrscheinlich zu einem großen Teil meßtechnisch bedingt sind. So erübrigt sich eine Darstellung der enorm zahlreichen Meßwerte. Änderungen in den Grenzwerten sind sehr wahrscheinlich; angegeben ist nur ein grober, bekannter Anhaltswert. Siehe auch Anhang.

Art (Gruppe)	Werte in Ruhe	+ Aktivität
<b>Einzelarten (Beispiele)</b>		
Emu <i>Dromaius novaehollandiae</i>	38-39	41-43
Strauß <i>Struthio camelus</i>	36,9-38,3	39,3-44
Tordalk <i>Alca torda</i>	39,6	41,1
Gryllteist <i>Cephus grylle</i>	39,8	42,1
Wanderalbatros <i>Diomedea exulans</i>	38,0	40,5
Krähenscharbe <i>Phalacrocorax aristoteles</i>	38,9	41,4
Rotfußtölpel <i>Sula sula</i>	38,3	40,7
Maskentölpel <i>Sula dactyla</i>	38,3	40,7
Japanwachtel <i>Coturnix c. japonica</i>	39,5	41,5
Bartgeier <i>Gypaetus barbatus</i>	38,8	40,6
Kanadagans <i>Branta canadensis</i>	39,8	41,3
Dohle <i>Corvus monedula</i>	39,6	41,5
Rabenkrähe <i>Corvus corone c.</i>	38-39	40-42
Elster <i>Pica pica</i>	39,8	42,2
Hausperling <i>Passer domesticus</i>	39,0	42-43
Amsel <i>Turdus merula</i>	38-39	41-42
Star <i>Sturnus vulgaris</i>	38-39	41-42
Mehlschwalbe <i>Delichon urbica</i>	38-39	41,8
Borneobronzemannchen <i>Lonchura fuscana</i>	37,6	41,1
<b>Großgruppen (jeweils Grenzwerte):</b>		
Pinguine <i>Sphenisciformes</i>	37	39
Kasuarvögel <i>Casuarii</i>	38	39
Kiwis <i>Apterygiformes</i>	38	39
Lappentaucher <i>Podicipediformes</i>	38,5	40,2
Ruderfüßer <i>Pelecaniformes</i>	39	41,5
Röhrennasen <i>Procellariiformes</i>	37,5	41
Störche <i>Ciconiiformes</i>	39,5	42,3
Entenvögel <i>Anseriformes</i>	39	43
Falken <i>Falconiformes</i>	39,7	42,8
Hühnervögel <i>Galliformes</i>	40	43
Kranichvögel <i>Gruliformes</i>	40	42
Mausvögel <i>Coliiformes</i>	37-39	40-42
Schnepfen-, Möwen-, Alkenvögel <i>Lariiformes</i>	38	42,5
Tauben <i>Columbiformes</i>	38	43
Kuckucksvögel <i>Cuculiformes</i>	39	43

Art (Gruppe)	Werte in Ruhe	+	Aktivität
Eulen <i>Strigiformes</i>	39		41
Schwalmvögel <i>Caprimulgiformes</i>	37,6		42,4
Spechte <i>Piciformes</i>	39		43
Nektarvögel <i>Nectariniidae</i>	37-39		39-43
Kolibris <i>Trochiliformes</i>	38-39		40-44
Sperlingsvögel <i>Passeriiformes</i>	39		44

### Endogene Veränderungen der Körpertemperatur

Wie erwähnt, ist auch die Körpertemperatur der Endothermen eine Variable, die in einem weiten Bereich geregelt werden kann und von zahlreichen Faktoren beeinflusst wird. Eine der auffälligsten Schwankungen ist der Tag-Nacht-Rhythmus (zirkadiane Periodik). Unter körperlicher Ruhe und bei Nüchternheit liegen die Körpertemperaturen in thermischer Neutralität in der Aktivitätsphase um rund 2-5 °C über dem Wert der Schlafphase. Je nach Lage der Aktivität kann dies nachts (z.B. Eulen) oder tags sein (s. Abb.1 und Tab.1).

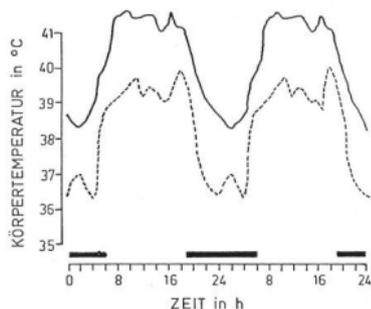
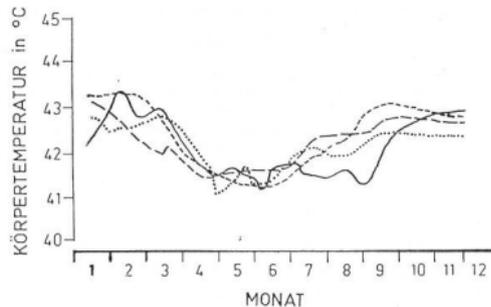


Abb. 1. Tagesperiodischer Gang der Körpertemperaturen bei Blaunackenmausvögeln unter normalen Ernährungsbedingungen (durchgezogene Linie, Vogel hat etwa 70 g Körpermasse) und unter Hungerbedingungen (gestrichelte Linie, Vogel hat etwa 50 g Körpermasse, R. Pinzinger orig). Zur Energieeinsparung wird das Niveau der Körpertemperatur abgesenkt. Die tagesperiodische Regelung bleibt aber voll erhalten: Es handelt sich daher nicht um ein Versagen des Temperaturregulationssystems, sondern um eine aktive Anpassung an die Energieverhältnisse. Der schwarze Balken gibt die Dunkelphase wieder.

Körperliche Aktivität erhöht die Ruhewerte z.T. beträchtlich. Fliegende Kleinvögel können Körpertemperaturen von über 46-47 °C erreichen. Selbst Großvögel wie der Strauß vertragen Temperaturen bis 45 °C ohne Probleme. Neben zirkadianen sind auch (wenige) jahresperiodische (zirkannuale) Temperaturschwankungen bei Vögeln nachgewiesen worden. Sie sind eng mit der Photoperiode und der mit ihr verbundenen Änderung in der hormonellen "Ausstattung" der Vögel verbunden (z.B. Abb. 2; weitere Beispiele sind vom Haussperling, der Inkataube und dem Kaiserpinguin bekannt). Solche Schwankungen sind sicher eine grundsätzliche Eigenschaft aller Vögel.

Abb. 2. Jahresgang der Aktivitätswerte der Körpertemperaturen bei Männchen der Japanwachtel als Beispiel für einen zirkannalen Rhythmus. Niedrigere Werte der Körpertemperaturen sind in der Reproduktionsphase zu finden (nach Feuerbacher 1981).



### Exogene Beeinflussung der Körpertemperatur

Neben endogenen, können zahlreiche "exogene" Faktoren im weitesten Sinne die Körpertemperatur verändern. Belastungen mit hohen Umgebungstemperaturen führen zu einer aktiven Erhöhung der Körpertemperatur, um die Differenz Körpertemperatur/Umgebungstemperatur möglichst groß zu halten. Erhöhend wirken auch eine Dehydratation des Körpers, Nahrungsaufnahme (spezifisch dynamische Wirkung der Nahrung vor allem der Eiweiße) sowie zahlreiche Hormone (Adrenalin, Thyroxin usw.) und

andere Substanzen. Aus der hormonellen Beeinflussung resultieren auch geschlechtsspezifische Unterschiede, über die allerdings noch kaum etwas bekannt ist. Während der Mauser haben Vögel z.T. eine bis zu 1 °C höhere Körpertemperatur. Auf der anderen Seite können niedrige Umgebungstemperaturen und/oder Nahrungsknappheit Vögel "hypotherm" werden lassen; ihre Körpertemperatur fällt geringfügig unter den normalen Bereich ab. Dadurch kann Energie gespart werden.

Allerdings ist eine Absenkung unter etwa + 30 °C bei nicht torporfähigen Arten nicht sicher nachgewiesen, so daß hier eine lethale Grenze angenommen werden kann (vgl. Tab. 2.). Torporfähige Arten (Tab. 3) sind in der

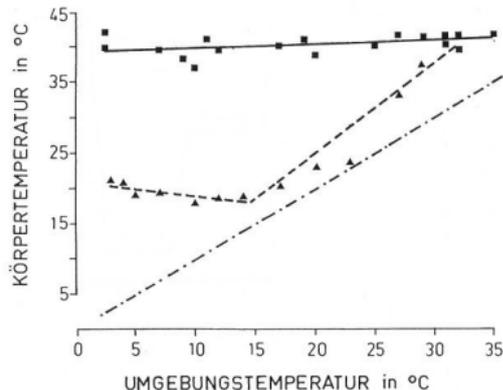
**Tab. 2.** Abgesenkte Körpertemperaturen (in °C) in der Ruhephase ("Hypothermie") bei Hunger und/oder Kältebelastung bei Vögeln. Aufgeführt sind nur Werte, die deutlich unter 38 °C und über 30 °C liegen und bei denen dieser Zustand offensichtlich zum normalen Verhaltensrepertoire gehört und keine gesundheitlichen Schäden verursacht. Es muß hier erwähnt werden, daß geringfügige Absenkungen der Körpertemperatur sicher zum normalen Regelsystem eines jeden Endothermen gehören! So sind hier sicher noch weitere Arten zu erwarten, die diese Fähigkeit aufweisen. Der meist verwandte Begriff "Hypothermie" ist in diesem Zusammenhang nicht ganz korrekt. Darunter versteht man normalerweise eine Körpertemperatur, aus der eine aktive Erwärmung nicht mehr möglich ist, die also für den Vogel letztendlich lethal ist.

Art bzw. Gruppe      minimale Körpertemperatur in °C unter Belastungsbedingungen ("Hypothermie")

Inkataube <i>Scardafella inca</i>	28,5
Truthahngäuer <i>Cathartes aura</i>	34,0
Glattschnabel-Ani <i>Crotophaga ani</i>	32,6
Schnee-Eule <i>Nyctea scandiaca</i>	32,6
Gelbhosen-Pipra <i>Pipra mentalis</i>	29,0
Goldhals-Pipra <i>Manacus manacus</i>	30,5
Amsel <i>Turdus merula</i>	37,0
Schwarzkopfmeise <i>Parus atricapillus</i>	33,8
Carolinameise <i>Parus carolinensis</i>	30,0
Lapplandmeise <i>Parus cinctus</i>	32,1
Kohlmeise <i>Parus major</i>	29-31
Weidenmeise <i>Parus montanus</i>	32,5
Pfeif-Honigfresser <i>Lichenostomus virescens</i>	32,0
Braun-Honigfresser <i>Lichmera indistincta</i>	32,0
Grünfink <i>Carduelis chloris</i>	33,0
Birkenzeisig <i>Acanthis flammea</i>	32,0
Haussperling <i>Passer domesticus</i>	35,0
Feldsperling <i>Passer montanus</i>	28-31
Fichtenkreuzschnabel <i>Loxia curvirostra</i>	34,0
Nektarvögel <i>Nectariniidae</i>	bis 35,5
Mausvögel <i>Coliiformes</i>	bis 36

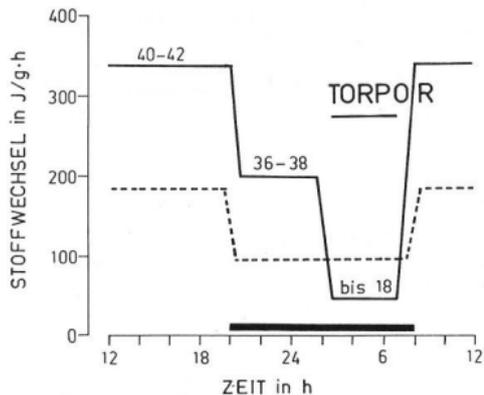
Lage, in ihrer Ruhephase entweder regelmäßig in zirkadianem Rhythmus (z.B. Kolibris, Abb. 4) oder fakultativ unter Hungerbelastung (Mausvögel, Segler) die Körpertemperatur unabhängig von der Umgebungstemperatur bis auf einen Grenzwert von 18-20 °C abfallen zu lassen und aus diesem niedrigen Niveau heraus aktiv wieder auf normale Werte aufzuheizen (s. auch Abb. 3).

**Abb. 3.** Körpertemperaturen und Umgebungstemperaturen beim Granatkolibri. Die Dreiecke repräsentieren Körpertemperatur-Werte im Torpor; die Vierecke Werte von normal schlafenden Vögeln. Daß die Kolibris auch in Torpor endotherm reagieren, zeigt der Anstieg bzw. die Stabilität der Torporwerte unterhalb von +15°C. --- Körpertemperatur = Umgebungstemperatur.



Dieser untere Grenzwert für Torpor ist im übrigen identisch mit dem der Säuger, was auch für den "hypothermen Wert" gilt. Noch niedrigere Werte, die zahlreich publiziert worden sind, sind zweifellos meßtechnische Fehlinterpretationen. Aus Körpertemperaturen von unter 15 °C können Kolibris nach unseren eigenen Untersuchungen an inzwischen weit über 20 Arten z.B. nicht mehr aktiv aufheizen. Auch ist es nicht sicher, ob sie nach passiver Erwärmung aus diesen Werten tatsächlich keine Körperschäden davongetragen haben.

**Abb. 4.** Schematische Darstellung der Tagesgänge von Körpertemperatur und Energieumsatz bei torporfähigen Kolibris und nicht torporfähigen Nektarvögeln (jeweils mind. 10 verschiedenen Arten in einem Gewichtsbereich von 5 - 15 g) in Abhängigkeit von der Umgebungstemperatur (nach Prinzinger, Lübben & Jackel 1986). Die Körpertemperatur der Kolibris sind über den Stoffwechselplateaus eingezeichnet. Beide Gruppen haben normale Tag- bzw. Nachtwerte von 40-42 bzw. 36-38 °C. Allein die Kolibris können jedoch ihre Körpertemperatur in einem zweiten nächtlichen Absenkungsbereich (Torpor, Nachtschlaflethargie) bis auf 18 °C absenken. Dies zeigen Nektarvögel nicht. Deutlich ist zu erkennen, daß Kolibris zudem einen wesentlich höheren Stoffwechsel haben. Diese energieintensive Lebensweise wird durch die Torporfähigkeit zumindest teilweise wieder ausgeglichen.

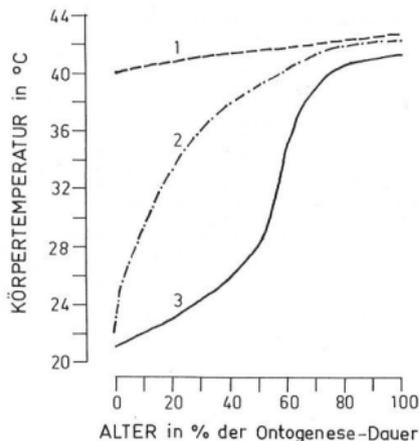


Die Ontogenese der Körpertemperatur verläuft bei den unterschiedlichen Entwicklungsmodi der Vögel verschieden. Bei allen Formen wird allerdings erst im Verlaufe der Jugendentwicklung die endgültig (hohe) Körpertemperatur erreicht (Abb. 5).

#### Bruttemperaturen

Die Bruttemperaturen entsprechen im wesentlichen den Körpertemperaturen. Direkt am Brutfleck werden in der Regel durch die während der Brutzeit hier wesentlich verstärkte Durchblutung etwas höhere Werte gemessen

**Abb. 5.** Ontogenese einer stabilen Körpertemperatur bei verschiedenen Vogelarten (R. Prinzinger, orig.). Praecociale Nestflüchter (Stockente 1) sind in der Lage, kurz nach dem Schlüpfen ihre Körpertemperatur schon stabil hoch zu halten. Altricial Nesthocker (Kuckuck 2, Amsel 3) senken am Anfang ihrer Ontogenese bei Umgebungstemperatur-Belastungen ihre Körpertemperatur z.T. noch stark ab, und erst mit zunehmender Isolation durch das Gefieder und verstärkter Wärmeproduktion stabilisiert sich ihre Körpertemperatur. Die Fähigkeit zur Absenkung der Körpertemperatur ohne körperlichen Schaden erspart dem Organismus sehr viel Energie zur Temperaturregulation, die vermehrt in den Aufbaustoffwechsel gesteckt werden kann. Dadurch können altricial Nestflüchter in der Regel auch sehr viel schneller wachsen, als praecociale.



als unter "Normalbedingungen". Als durchschnittliche Eitemperatur wird daher ein Wert von 36,5 bis 37,5 °C angegeben (künstliche Bebrütung). Unter Freilandbedingungen erreichen die Eitemperaturen im Verlauf der Bebrütung durch die zunehmende Wärmeproduktion des Embryos allerdings regelmäßig Werte von 40 °C und etwas darüber. Röhrennasen und einige andere Vogelarten haben

allerdings Bebrütungstemperaturen von unter 35 °C. Dadurch wird die Bebrütungszeit jedoch deutlich verlängert.

#### Kennen Vögel Fieber?

Fieber ist bei Vögeln bekannt. Es läßt sich mit fieberauslösenden Mitteln und Injektion von bestimmten Bakterien auslösen. Die Temperaturerhöhung liegt dabei in Bereichen von 1 - 5 °C. Die Lethalwerte hängen stark vom normalen Ausgangswert ab und liegen bei 45 - 48 °C.

#### Temperaturverteilung im Vogelorganismus

Normalerweise wird die Körpertemperatur der Vögel kloakal angegeben. In Wirklichkeit handelt es sich aber meist um eine rektale Messung wie bei den Säugern, da die Meßtiefe in der Regel weit über den Bereich der Kloake in den Enddarm hineinreicht. Wie bei den Säugern handelt es sich auch bei "der" Körpertemperatur der Vögel um einen punktuellen Wert. Je nach Meßort können sehr unterschiedliche Werte erhalten werden. Relativ meßkonstant sind die Kernorgane Hirn, Herz, Magen, Leber, Lunge und Niere. Diese sind aber meßtechnisch nur sehr schwer zugänglich. Sie unterscheiden sich in ihrem Wert nur geringfügig und sind auch absolut gesehen relativ stabil. Je weiter man sich der Peripherie nähert, desto variabler werden die "Körpertemperaturen". Sie nähern sich immer mehr exothermen Verhältnissen an. So können die Extremitäten der Vögel sehr unterschiedliche Werte annehmen (s. Abb. 6). Je nach

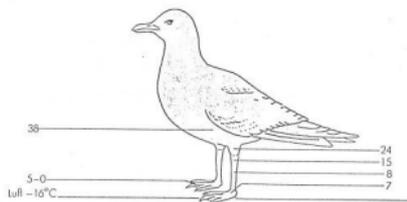


Abb. 6. Temperaturfeld am Körper einer Silbermöwe bei niedriger Umgebungstemperatur (-16 °C) schematisch. Die stark variablen Extremitätentemperaturen weichen ganz erheblich von der relativ stabilen Kerntemperatur ab.

Umgebungstemperatur kann z.B. der Fuß eines Haubentauchers nahe 0 °C und auch weit über +40 °C aufweisen. Von einigen einheimischen Wasservögeln ist bekannt, daß sie ein Einfrieren ihrer Beine in Wasser ohne Schaden überstehen können. Die Kernorgane sind dagegen Unterkühlungen gegenüber extrem empfindlich und erleiden schnell irreversible Kälteschäden (vor allem das Herz).

Tab. 3. Vogelarten, die die Fähigkeit zu nächtlichem Torpor haben. In diesem Starrezustand kann die Körpertemperatur je nach Umgebungstemperatur auf Werte bis maximal 18 - 20 °C abfallen. Dieser Lethargiezustand ist eine spezielle physiologische Eigenschaft, aus der die Vögel spontan und aktiv ohne Gesundheitsschäden wieder aufwachen können. Er kann obligat im Tageszyklus oder fakultativ als Notfallreaktion bei Nahrungsmangel und/oder starker Kältebelastung auftreten.

Art bzw. Gruppe	nähere Beschreibung
Nachtschwalben <i>Caprimulgiformes</i>	
Europäischer Ziegenmelker <i>Caprimulgus europaeus</i>	fakultativer Torpor bei Nahrungsmangel und Kälte
Argusnachtschwalbe <i>Eurostopodus guttatus</i>	
Falkennachtschwalbe <i>Chordeiles minor</i>	
Texasnachtschwalbe <i>Chordeiles acutipennis</i>	
Winternachtschwalbe <i>Phalaenoptilus nuttallii</i>	"Aestivation" (Torpor über mehrere Wochen in den Wintermonaten (obligat/fakultativ?); sonst wie oben.
Segler <i>Apodiformes</i>	
Mauersegler <i>Apus apus</i>	fakultativ bei Nahrungsmangel und Kälte auch bei Jungvögeln
Weißbrustsegler <i>Aeronautes saxatilis</i>	
Kolibris <i>Trochiliformes</i>	
bisher bei allen Arten, die untersucht wurden, nachgewiesen	obligat/fakultativ täglich in diurnalen Rhythmus nachts
Mausvögel <i>Coliiformes</i>	
bisher bei allen Arten, die untersucht wurden (4 von 6), nachgewiesen	fakultativ (obligat?) bei Nahrungsmangel/Kälte

Art bzw. Gruppe	nähere Beschreibung
Schwalben <i>Hirundinidae</i>	
Mehlschwalbe <i>Delichon urbica</i>	fakultativ bei Nahrungsmangel und Kälte auch bei Jungvögeln
Rauchschwalbe <i>Hirundo rustica</i>	
Uferschwalbe <i>Riparia riparia</i>	
Violettgrüne Schwalbe <i>Tachycineta thalassina</i>	
Weißbrückenschwalbe <i>Cheramoeca leucosternum</i>	
Sturmschwalben <i>Hydrobatidae</i>	
wie viele Arten?	fakultativ bei Nahrungsmangel (Brutzeit), auch Jungvögel

### 3. Energiehaushalt

Zum Verständnis der Thermoregulation ist ein kurzer Exkurs ins Thema "Energiehaushalt" notwendig, da an sich das eine nicht ohne das andere gesehen werden kann. Diesem Thema soll allerdings im Detail später eine eigene Darstellung folgen.

#### Energiegewinnung

Wie alle heterotrophen Organismen gewinnen Vögel Energie für ihre Lebensvorgänge aus der Oxidation von energiereichen Nahrungsstoffen. Dies sind Fette, Kohlenhydrate und Eiweiße. Die Nahrung läßt sich energetisch folgendermaßen aufteilen:

aufgenommene Energiemenge

Verdauliches	----Unverdauliches (Faeces)----	-ausgeschiedene Energie
	----Exkretstoffe (Exkrete)----	

assimilierte, nutzbare Energiemenge (A)

Die assimilierte Energiemenge steht dem Organismus nicht voll zur Verfügung. Der Anteil der nutzbaren Energie an der (natürlichen) Nahrung schwankt naturgemäß sehr stark mit der Art der Nahrung. Diese Nahrungs-

effizienz erreicht bei sehr guter Ausnutzung (z.B. reine Fleischfresser) Werte um 85 %, schwer verdauliche Stoffe (z.B. reine Pflanzenfresser) werden oft nur zu 25 % (und darunter) energetisch verwertbar gemacht.

Die umsetzbare Energie wird im Organismus für zwei Hauptaufgaben eingesetzt:

Der Erhaltungsumsatz ist für den "laufenden Betrieb" des Vogels verantwortlich. Er enthält die Aufwendungen für die Elemente Grundumsatz, Temperaturregulation, spezifisch dynamische Wirkung der Nahrung sowie für die Aktivitätskosten (Bewegungen im weitesten Sinne, Arbeit nach außen).

Den zweiten großen Stoffwechselanteil (Baustoffwechsel) stellen die Produktionskosten im weitesten Sinne dar. Darunter fallen z.B. Wachstum, Mauser, Reproduktion, Ersatz von Geweben usw. Zwangsläufig haben deshalb alle diese Parameter einen Einfluß auf die Höhe des Gesamtstoffwechsels.

#### Der Gesamtstoffwechsel

Die Höhe des Gesamtstoffwechsels läßt sich am einfachsten aus dem Gasstoffwechsel ermitteln. Die Nahrungsstoffe werden mit Sauerstoff ( $O_2$ ) zu Kohlendioxid ( $CO_2$ ) verbrannt. Aus dem Verhältnis von eingeatmetem  $O_2$  zu ausgetatmetem  $CO_2$  (respiratorischer Quotient RQ) läßt sich der Energieumsatz nach Erfahrungswerten einfach in Energieeinheiten pro Zeit und Körpermasse umrechnen. Stark vereinfacht werden pro Liter eingeatmeten Sauerstoff rund 20 KJ Energie freigesetzt.

#### Energieumsatz und Körpermasse

Der Energieumsatz ist bei allen Organismen eine klare Funktion der Körpermasse. Bezogen auf den Gesamtorganismus nimmt der "Stoffwechsel pro Tier" (KJ/h) mit steigender Masse zu. Die Abhängigkeit ist allerdings nicht linear. Die Zunahme der Masse erfolgt nämlich wesentlich steiler, als die Zunahme des Stoffwechsels. Bezogen auf eine Masseneinheit hat ein großer Vogel danach einen kleineren spezifischen Umsatz (KJ/g x h) als ein kleiner (Tab. 4).

Tab. 4. Gesamtumsatz pro Vogel (J/h) und spezifischer Umsatz pro Masseneinheit (J/g x h) eines großen und kleinen Vogels im Vergleich unter Basalumsatzbedingungen:

Art	J/h	J/g x h
Strauß (etwa 100 kg)	500 000	5
Kolibri (etwa 3 g)	600	200

Der gewichtsspezifische Energieumsatz des großen Strauß liegt somit um den Faktor 40 unter dem des kleinen Kolibris. Der Grund für diesen Effekt ist im wesentlichen im Oberflächen-Volumen-Gesetz begründet. Beide Vögel haben mehr oder weniger die identische Körpertemperatur von rund 38 - 39 °C in Ruhe. Da ein großer Organismus aber wesentlich weniger schnell auskühlt als ein kleiner, da seine Oberfläche im Verhältnis zum Volumen kleiner ist, benötigt der Strauß weniger Energie zur Aufrechterhaltung seiner Körpertemperatur als der Kolibri. Rein nach dieser physikalischen Oberflächen-Volumen-Bedingung wäre eine Massenabhängigkeit des Stoffwechsels mit einem Exponenten von rund 0,66 zu erwarten. Biologische Systeme gehorchen jedoch nicht nur einer physikalischen Bedingung. Der Exponent liegt deshalb in einem etwas höheren Bereich.

Zahlreiche Autoren haben sich mit der Massenabhängigkeit des Stoffwechsels beschäftigt und zahlreiche Korrelations-Regressionen vorgestellt, die sich oft nur in Promillewerten unterscheiden haben. Sicher ist, daß nicht eine Gleichung für alle Vögel Gültigkeit haben kann und ein Wertebereich die Situation biologisch und auch mathematisch sinnvoller beschreibt. Faßt man alle vorhandenen Werte zusammen, erhält man für den Umsatz  $M$  in der Ruhephase unter thermoneutralen Bedingungen folgende Abhängigkeit ( $W$  = Körpermasse; vgl. auch Abb.7):

$$M_{(\ln 2/9 \times h)} = (127 \pm 34,4) \times W^{-0,277 \pm 0,006} \quad (W \text{ in g})$$

bzw.

$$M_{(\ln 2/h)} = (127 \pm 34,3) \times W^{0,723 \pm 0,006}$$

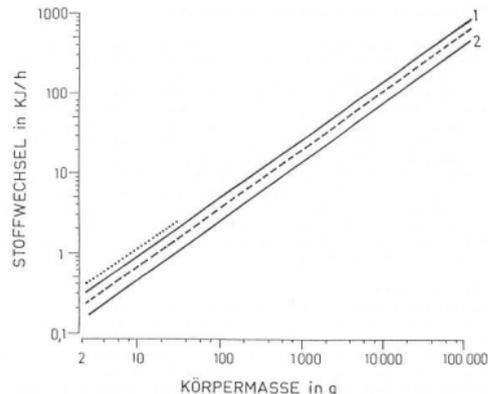
Versuche, unterschiedliche Korrelationen zwischen Sperlingsvögeln und Nichtsperlingsvögeln aufzustellen, halten einer näheren Analyse nicht stand. Der angegebene Bereich schließt zudem alle Gruppen und anderen Abweichungen ein. Deutlich aus diesem Rahmen fallen allein die Kolibris, die einen um rund 100 % höheren Stoffwechsel aufweisen, als zu erwarten wäre. Dies beruht darauf, daß sie als einzige einen extrem energieintensiven Schwirrflug aufweisen. Da der Stoffwechsel vom Grundniveau aus nicht beliebig vielfach gesteigert werden kann (s.u.), müssen die Kolibris bereits von einem hohen Basalwert aus starten. Als "Ausgleich" haben sie dafür die Fähigkeit zu Torpor entwickelt.

**Abb. 7.** Doppeltlogarithmische Darstellung der Beziehung Ruhestoffwechsel-Körpermasse bei Vögeln nach verschiedenen Autoren. Die beiden durchgezogenen Linien repräsentieren die maximalen (1) bzw. die minimalen (2) Grenzbereiche der Korrelation. Die gestrichelte Korrelation gehorcht der Beziehung

$$M_{(\ln 2/h)} = (127 \pm 34,4) \times W^{0,723 \pm 0,006}$$

(nach Prinzinger & Jackel 1986). Die punktierte Linie stellt Werte von über 20 verschiedenen Kolibriarten dar, die deutlich über den normalen Vogelwerten liegen (Prinzinger, Krüger & Schuchmann 1981). Die übrigen Korrelationen lauten wie folgt:

1:  $M = 155 \times W^{0,72}$  (Dawson & Hudson 1970) 2:  $M = 81 \times W^{0,734}$  (Aschoff & Pohl 1970)



Diese dargestellten Abhängigkeiten gelten im wesentlichen auch für die Säuger. Grundsätzliche Differenzen sind nicht feststellbar. Die Bedingungen beider Gruppen und die Erfüllung derer Prämissen haben also zu dem gleichen Ergebnis geführt.

#### Energieumsatz und Periodik

Unter sonst gleichen Bedingungen (thermoneutral, keine körperliche Aktivität, postabsorptiv) ist der Energieumsatz in der Ruhephase des Vogels deutlich niedriger als in der normalen Aktivitätsphase. Die Differenzwerte schwanken beträchtlich. Als minimale Ruheabsenkung dürfte etwa 20-25 % angesehen werden. Bei einer

Reihe von Vogelarten liegt die Absenkungsrate bei bis zu 75-80 %. Im Mittel liegt der Stoffwechsel in der Ruhephase bei vielen Vogelarten ziemlich genau bei etwa der Hälfte der Aktivitätsphase. Dieser diurnale Umsatzrhythmus bleibt auch bei Dauerdunkel erhalten.

Neben den tagesperiodischen Stoffwechselschwankungen sind auch jahresperiodische Schwankungen festgestellt worden. Allerdings liegen darüber nur sehr wenige Untersuchungen vor.

#### Energieumsatz und Umgebungstemperatur

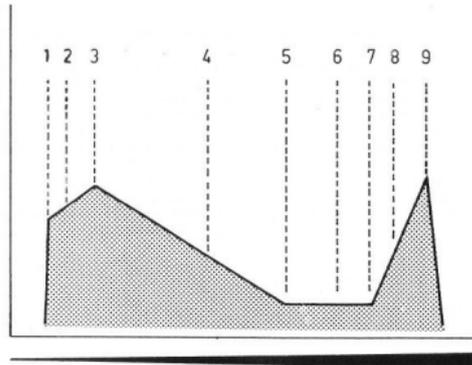
Die hohe Körpertemperatur der Endothermen wird durch die hohe Stoffwechselleistung bewirkt (Exotherme haben unter gleichen Bedingungen der Körpertemperaturen und der Umgebungstemperatur nur etwa ein Zehntel des Umsatzes). Höhere Wärme oder niedrigere Wärmeverluste des Körpers haben demnach einen Einfluß auf die Stoffwechselrate. Ein wichtiger abiotischer Faktor stellt hier die Umgebungstemperatur dar. Innerhalb einer "Thermoneutralzone (TNZ)" ist der Umsatz der Vögel (und Säuger) dabei minimal. D. h., daß die Wärmeverluste durch die "Abfallwärme" der normalen Stoffwechseltätigkeit ausgeglichen werden können und physikalische Regulationsmechanismen der Temperaturregulation (s. unten) ausreichen, die Körpertemperatur konstant zu halten (Abb. 8).

Unterhalb einer "unteren kritischen Temperatur" reichen diese Mechanismen nicht mehr aus. Die erhöhten Wärmeverluste müssen durch eine gesteigerte Wärmeproduktion ausgeglichen werden, so daß der Umsatz unterhalb dieser Umgebungstemperatur kontinuierlich ansteigt. Aus dem Anstieg der daraus resultierenden Kurve läßt sich der Wärmeverlust des Vogels und daraus die Isolationsfähigkeit des Gefieders ermitteln.

Unterhalb einer "unteren kritischen Temperatur" reichen diese Mechanismen nicht mehr aus. Die erhöhten Wärmeverluste müssen durch eine gesteigerte Wärmeproduktion ausgeglichen werden, so daß der Umsatz unterhalb dieser Umgebungstemperatur kontinuierlich ansteigt. Aus dem Anstieg der daraus resultierenden Kurve läßt sich der Wärmeverlust des Vogels und daraus die Isolationsfähigkeit des Gefieders ermitteln. Diese "Wärmedurchgangszahl Tc" ist vor allem von der Größe des Vogels abhängig. Folgende allgemeine Beziehung läßt sich zwischen Tc (in J/g x h x °C) und der Körpermasse W (in g) für die Nachtwerte aufstellen:

$$Tc = 11,42 \times W^{-0,461}$$

STOFFWECHSEL



#### UMGEBUNGSTEMPERATUR

**Abb. 8.** Schematische Darstellung der Beziehung zwischen Stoffwechsel und Umgebungstemperatur. Die zunehmende Balkendicke der Achsen kennzeichnet zunehmende entsprechende Werte.

- 1 Untere Lethaltemperatur; Vogel fällt in Hypothermie und stirbt. Wärmeverluste können durch eine Stoffwechselsteigerung nicht mehr aufgefangen werden.
- 2 Bereich "kontrollierter Hypothermie". Um Energie zu sparen, sinken Körpertemperatur und Energieumsatz geringfügig ab. Die Differenz Körpertemperatur/Umgebungstemperatur und damit die Wärmeverluste werden dadurch geringer gehalten.
- 3 Unteres Ende des Bereiches hoher Körpertemperaturen. Beginn der "kontrollierten Hypothermie".
- 4 Endothermer Regelbereich. Die Körpertemperatur ist stabil. Der Stoffwechsel wird so gesteigert, daß Wärmeverluste ausgeglichen werden können.
- 5 Untere kritische Temperatur. Ende der Thermoneutralzone. Beginn der chemischen Temperaturregulation (Stoffwechselsteigerung).
- 6 Bereich der Temperaturneutralzone; Zone der physikalischen Temperaturregulation.
- 7 Obere kritische Umgebungstemperatur; oberes Ende der Thermoneutralzone.
- 8 Wärmebelastung zwingt den Organismus, energieverbrauchende Gegenregulierungen einzuleiten.
- 9 Obere Lethaltemperatur. Zone der Hypothermie. Organismus ist nicht mehr in der Lage, seinen Körper zu kühlen. Er stirbt den Hitzetod.

Tagsüber liegen die Werte etwas höher. Auch bei diesem endothermen Parameter zeigt sich, daß sich die Tc-Werte von Säugern und Vögeln nicht wesentlich unterscheiden. Selbstverständlich können zahlreiche andere Faktoren diese Wärmedurchgangszahl und damit die Gefiederisolation (Kehrwert von Tc) verändern. Dazu zählen z.B. Fettanlagerung, dichteres Gefieder, Verändern der Gefiederstellung, Federfarbe, Höhe der Körpertemperatur usw.

**Tab. 5.** Beispiele für Thermoneutralzonen bzw. Thermoneutralpunkte bei einigen Vogelarten. Wie stark die Ergebnisse je nach Untersuchung schwanken können, zeigt u.a. das Beispiel vom Graustraflid. Entsprechend kritisch sollten die Daten verwendet werden. Dies sind nur als grober Anhaltspunkt gedacht. (Daten nach zahlreichen verschiedenen Autoren).

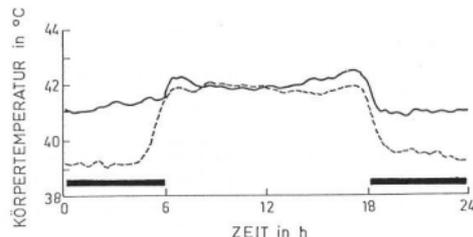
Art bzw. Gruppe	Thermoneutralzone (bzw. -punkt) in °C
Silbermöwe <i>Larus argentatus</i>	12 - 25
Kaiserpinguin <i>Aptenodytes forsteri</i>	- 10 - 20
Zwergpinguin <i>Eudyptula minor</i>	10 - 30
Humboldtpinguin <i>Spheniscus humboldti</i>	6 - 25
Mausvögel <i>Collifformes</i>	- 33
Eulenvögel <i>Strigiformes</i>	25 - 37
Taube <i>Columba livia</i>	25 - 30
Haushuhn <i>Gallus domesticus</i>	10 - 25
Japanwachtel <i>Coturnix c. japonica</i>	27 - 34
Tafelente <i>Aythya ferina</i>	10 - 20
Birkhuhn <i>Lyrurus tetrix</i>	8 - 30
Sägekauz <i>Aegolius acadicus</i>	30 - 34
Schleiereule <i>Tyto alba</i>	22 - 32
Winternachtschwalbe <i>Phalaenoptilus nuttallii</i>	34 - 44
Blaukehlnymphe <i>Lampornis clemenciae</i>	31 - 33
Dohle <i>Corvus monedula</i>	14 - 26
Nektarvögel <i>Nectariniidae</i>	25 - 30
Mehlschwalbe <i>Delichon urbica</i>	30 - 33
Dachsammerfink <i>Zonotrichia leucophrys</i>	23 - 34
Dachsammerfink (andere Untersuchung)	25 - 37
Goldköpfchen <i>Auriparus flaviceps</i>	20 - 35
Braunkopfkuhstärling <i>Molothrus ater</i>	32 - 37
Borneobronzemännchen <i>Lonchura fuscans</i>	30 - 39
Graustraflid <i>Estrilda troglodytes</i>	29 - 36
Graustraflid (andere Untersuchung)	32 - 40
Hausgimpel <i>Erythrura mexicana</i>	22 - 33
Zebrafink <i>Taeniopygia guttata</i>	32 - 40
Goldammer <i>Emberiza citrinella</i>	25 - 33
Ortolan <i>Emberiza hortulana</i>	32 - 38
Zaunkönig <i>Troglodytes troglodytes</i>	31 - 33
Inkataubchen <i>Scardafella inca</i>	- 35
Pirol <i>Oriolus oriolus</i>	- 34
Falkennachtschwalbe <i>Chordeiles minor</i>	- 35

Die Kältebelastung führt ab einem bestimmten Wert zu einer Erschöpfung der Steigerungsfähigkeit des Stoffwechsels. Der Vogel kühlt aus, der Stoffwechsel sinkt ab und der Organismus wird hypotherm. Dieser Zustand ist unter natürlichen Bedingungen lethal. Einige Vogelarten (s. oben) haben eine Art "künstlicher Hypothermie"; sie können ab einer bestimmten Kältebelastung ihre Körpertemperatur (nicht unter etwa 30 °C) und damit ihren Stoffwechsel absenken. Dies spart Energie.

Die Lage und Breite der Thermoneutralzone ist stark von der Wärmedurchgangszahl und den speziellen Anpassungen der Vögel abhängig (einige Beispiele schematisch s. Tab. 5). Akklimatisation und Adaptationsvorgänge können die Lage und die Höhe des Umsatzes in der TNZ stark verändern. Bei einigen vor allem kleinen Vogelarten (z.B. Nektarvögel, Kolibris) ist die TNZ auf einen Punkt (Temperaturneutralpunkt, TNP) zusammengeschrumpft. Hier liegen dann die untere und die obere kritische Temperatur sowie der TNP auf dem gleichen Wert.

Bei der oberen kritischen Temperatur gerät der Organismus in Wärmebelastung und muß Mechanismen einsetzen, um überschüssige Wärme freizusetzen. Dies ist energetisch aufwendig (erhöhte Durchblutung, erhöhter Herzschlag,

**Abb. 9.** In gewisser Weise können Vögel ihre Körpertemperatur den Erfordernissen der Umgebungstemperatur anpassen. Bei niedrigen Umgebungstemperaturen hilft eine Absenkung der Körpertemperatur, Energieverluste klein zu halten. Bei hohen Umgebungstemperaturen stellt eine Erhöhung der Körpertemperatur den notwendigen Gradienten Umgebungstemperatur/Körpertemperatur sicher, der eine Überhitzung verhindern kann. Das Beispiel zeigt dies an einem kleinen Wüstenvogel, der Schwarzkinngoldammer, der den Tagesgang seiner Körpertemperatur entsprechend verändert (nach Schmidt-Nielsen 1964). (---) 23 °C; (—) 39 °C Umgebungstemperatur.



verstärkte Atmung, verstärkte Wasserabgabe usw.) und bewirkt deshalb auch eine Steigerung des Umsatzes, die wesentlich steiler verläuft, als die unterhalb der TNZ. In der Regel liegt die obere kritische Temperatur sehr nahe an der oberen Regelgrenze des Organismus. Versagt die Kühlung, gerät der Vogel in tödliche Hyperthermie. Da die Steigerung des Umsatzes immer auch mit einer (unerwünschten) vermehrten "Abfallwärme"-Produktion einhergeht, muß in diesem Fall gewährleistet sein, daß die Maßnahmen zur Wärmeabgabe insgesamt höhere Wärmeverluste als Wärmegewinne verursachen. Der Spielraum hierfür ist deshalb wesentlich geringer als in dem Bereich unterhalb der TNZ.

#### 4. Temperaturregulation (Thermoregulation)

##### 4.1 Übersicht

Wie bereits oben erwähnt, regeln Vögel und Säuger ihre Körpertemperatur nach einem endogenen Programm auf ein hohes Niveau ein. Zur endogenen Steuerung der Körpertemperatur und damit auch des Energieumsatzes sind Steuermechanismen notwendig. Sie dienen entweder zur Verstärkung der Wärmeabgabe oder zur Konservierung von Wärme bzw. zur Verminderung des Wärmeverlustes. Innerhalb der Thermoneutralzone reichen allein diese Regulationsmechanismen aus, um die Körpertemperatur konstant zu halten, ohne den Energieumsatz (wesentlich) zu verändern. Nur unter- bzw. oberhalb der kritischen Umgebungstemperaturen muß der Stoffwechsel zusätzlich zur Temperaturregulation eingesetzt werden (s. oben). In der jetzt folgenden Darstellung soll es also primär nur um solche Mechanismen gehen, die innerhalb dieses Bereiches zur Thermoregulation eingesetzt werden.

Es gibt drei große Hauptgruppen solcher Regulationsmechanismen:

- Ethologische Mechanismen (Verhaltensweisen)
- Morphologische Mechanismen und
- Physiologische Mechanismen.

Alle drei Funktionskreise sind natürlich in irgendeiner Weise miteinander verbunden und bedingen sich gegenseitig. So ist z.B. für eine bestimmte Verhaltensweise eine bestimmte Morphologie notwendig, die beide wiederum oder die grundlegende Physiologie nicht denkbar sind. Ein Fallbeispiel: Für die Verhaltensweise "Kehlflattern" benötige ich natürlich einen ent-

sprechend gebauten Mundboden. Physiologisch muß er auf eine hohe Verdunstungsleistung und einen hohen Blutfluß zum Wärmetransport eingerichtet sein. Die Einteilung in die drei Hauptmechanismen sind also mehr "didaktischer" Natur und erlauben die Strukturierung der Mechanismen nach ihrer Haupterscheinungsform.

Nur selten ist auch nur ein Mechanismus alleine an der Regelung der Körpertemperatur beteiligt. In der Regel sind alle drei Strategien je nach den jeweiligen Anforderungen mit verschiedenen Anteilen involviert.

Im ersten Teil dieser Arbeit sollen zunächst die ethologischen Mechanismen -also die Verhaltensweisen, die im weitesten Sinne zur Thermoregulation eingesetzt werden- vorgestellt werden.

##### 4.2 Thermoregulatorische Verhaltensweisen

Zahlreiche Verhaltensweisen stehen im Dienste der Temperaturregulation. Viele dienen entweder der Wärmekonservierung oder der Wärmeabgabe oder auch beiden Bedürfnissen.

###### 4.2.1 Einpassungen in den Lebensraum

Ein einfaches Mittel zur Temperaturregulation ist die Wahl der Aktivitätszeit. In der Wüste sind z.B. viele Vogelarten vor allem in den kühlen Morgen- und Abendstunden unterwegs. So entgehen sie dem hohen Stress der heißesten Tageszeit. In dieser Phase halten sie sich meist versteckt und beugen so hohem Wasserverlust und starker Aufheizung vor. Diese Wahl der Aktivitätszeit wird noch durch die Wahl eines geeigneten Mikroklimas unterstützt. So können Vögel dann sowohl Wärme speichern, als auch Wärme abgeben. Viele Wüstenvögel suchen so z.B. Schatten während der heißen Nachmittagsstunden auf, um vor der Sonneneinstrahlung geschützt zu sein. Jeder, der in der baumlosen Sahara war, weiß, daß man im Schatten vor Autostracks z.B. sehr erfolgreich nach dort ruhenden Vögeln (Wachteln, Turteltauben usw.) suchen kann.

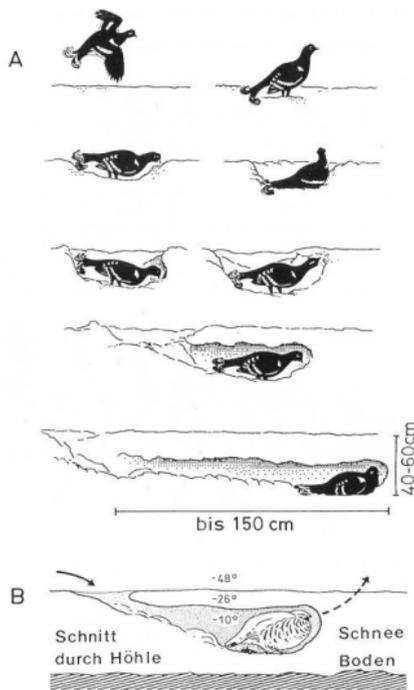
Standvögel von in heißen Habitaten lebenden Formen brüten oft in Feissspalten oder in Bodenhöhlen, wo wesentlich niedrigere Temperaturen als außerhalb herrschen. Eigene Untersuchungen haben gezeigt, daß es in solchen Höhlen z.B. beim Fahlbürzelsteinschmätzer (*Oenanthe moesta*) mit rund 15 °C wesentlich kühler und vor allem auch relativ ausgeglichener ist als draußen,

wo die Umgebungstemperatur von beinahe 0 °C bis über +50 °C (in der Sonne) im Tages-verlauf schwanken kann. Auch der Magellanpinguin (*Spheniscus magellanicus*) gräbt sich zum Schutz vor Wärme in den Boden Bruthöhlen, womit auch gezeigt wird, daß nicht jeder Pinguin (die wenigsten sogar nur) mit extremer Kälte zu kämpfen haben. Jeder kennt diesen Effekt der Wärmedämmung und der Kältespeicherung natürlich auch von den eigenen vier Wänden. Spalten, Ritzen, Höhlen, alte Nester und sonstige Schutzbauten schützen natürlich auch vor Kälte. Viele Vögel suchen deshalb solche Stellen auf, um (oft sogar in Gemeinschaft; s. weiter unten) vor großen Wärmeverlusten geschützt zu sein (verschiedene Sperlinge, Schwanzmeisen, Wintergoldhähnchen, Kleiberarten, Meisen, Zaunkönig, Gartenbaumläufer etc.). Zum Schutz gegen Kälte graben sich viele Vögel (z.B. Haselhühner, Schneehühner, Birkhühner, Birkenzeisige) sogar in Schnee ein (Abb. 10) und übernachten dort einzeln oder ebenfalls in Gemeinschaft. z.T. können es bis zu 40 Vögel sein. Und im Schnee kann die Wärmeabstrahlung zusätzlich zum Clustereffekt (s. unten) um bis zu 50 % vermindert sein.

Eine Wüstenlerche der Namib (*Certhilauda burra*) soll sich in den heißen Mittagsstunden sogar in den kühlen Sand eingraben. Eine erstaunliche Beobachtung liegt von Wiesenpiepern (*Anthus pratensis*) vor. Sie wurden an einem kalten Dezemberabend dabei beobachtet, wie sie in noch warmer Asche (in einer Müllgrube) Badebewegungen ausführten, sich dabei immer tiefer eingruben und in der Asche dann übernachteten. Vom Waldkauz ist bekannt, daß er kalte Nächte über die wärmende Öffnung von Hauskaminen gebeugt verbringt. Ein spezielles Verhalten zum Schutz gegen zu starke Wärmeaufnahme zeigen dagegen Scherenschnäbel (*Rhynchops niger*) in Florida: setzen sie sich nach dem Flug auf heißen Sand, kratzen sie die oberste, heißeste Schicht zunächst weg und verhindern somit, daß sie durch die Beine zuviel Wärme aufnehmen oder sie sogar verbrennen.

**Abb. 10.** A Zum Schutz gegen starke Kälte graben sich viele Vögel in Schnee ein (s. Text). Die Wärmeabgabe beträgt hier nur etwa 50 % der Abstrahlung im Freien ("Iglu-Effekt"). Hinzu kommt der Schutz vor Winden. Oft benutzen zudem Gruppen von bis zu 40-100 Exemplaren solche Höhlen gemeinsam, wodurch sie eine günstige thermoregulatorische Einheit bilden. Das Bild zeigt ein Birkhuhn beim Graben einer solchen Höhle.

B Am Beispiel des Haselhuhnes ist hier der Temperatureffekt des Eingrabens gezeigt (nach Bergmann 1967). Der Gradient Umgebungstemperatur/Höhlientemperatur kann weit über 50 °C ausmachen.



Vogelzug, Wahl der Brutzeit etc. enthalten sicher ebenfalls viele Komponenten, die im Sinne der Thermoregulation stehen, auch wenn sie hier sicher nicht allein ausschlaggebende Bedeutung haben.

#### 4.2.2 Verhalten im sozialen Verband

Im vorigen Abschnitt wurde die Wechselwirkung des Vogels mit seiner Umwelt gezeigt (seine thermoregulatorischen "Einnischmöglichkeiten"). In diesem Abschnitt wird dargelegt, wie sich Vögel gegenseitig in ihrem thermoregulatorischen Verhalten ergänzen und/oder unterstützen.

Besonders auffällig ist gemeinsames Nächtigen oder Ruhen (Ruhe-/Schlafgemeinschaften mit Clusterbildung, d.h., engem Körperkontakt). Dies zeigen ebenfalls zahlreiche Arten zur Reduktion von Wärmeverlusten (z.B. Zaunkönige, Birkhühner, Krähen, Pinguine, Mausvögel, Gartenbaumläufer, Kleiber, Schwanzmeisen, Tannenmeisen, Stare, Häher und Jungvögel vieler Arten, etc.).

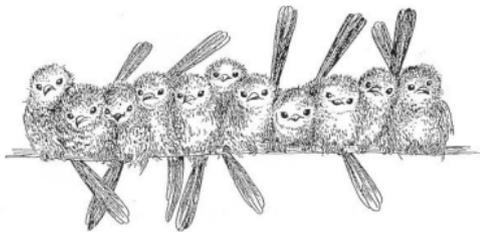


Abb. 14. Cluster bei Schwanzmeisen *Aegithalos caudatus* im Winter unter einer Bodenhöhle.

Als "Tierklumpen" bilden sie eine größere thermoregulatorische Einheit, die gegenüber dem Einzelvogel bis über 80 % Energieverluste einsparen kann (Abb. 11 - 14, Tabelle 6). Bei manchen Arten tritt es nur in Notsituationen auf: so z.B. bei Schwaben oder Mauerseglern (*Apus apus*), wo dann allerdings selbst in engen Nestern der Mehlschwalbe (*Delichon urbica*) bis zu 18 Vögel gemeinsam angetroffen werden können. Messungen haben ergeben, daß bereits bei 3 Vögeln in einem Nest der Energieverbrauch der Mehlschwalben um 35% gegenüber einem Einzelvogel abgesenkt werden kann.

Z.T. ist bei Meisen sogar bekannt, daß sich verschiedene Arten gemeinsam zu einer Schlafgemeinschaft zusammentun. Ein Beispiel: 3 Kohlmeisen (*Parus major*) mit 6 Sumpfmeisen (*Parus palustris*). Bei Zaunkönigen (*Troglodytes troglodytes*) hat man in Meisen-Nistkästen bis zu 46 gemeinsam gefunden; in alten Nestern der Art bis zu 14, in einem Mehlschwalbennest bis zu 30. Von Schneehühnern kennt man Übernachtungsgesellschaften im Schnee, die bis zu 40 Individuen umfaßt haben.

Noch ungeklärt ist, wie sich die Vögel zum Schlafen zusammenfinden. Beim Gartenbaumläufer (*Certhia brachydactyla*) soll es einen speziellen Ruf geben, der zum "Miteinanderschlafen" auffordert.

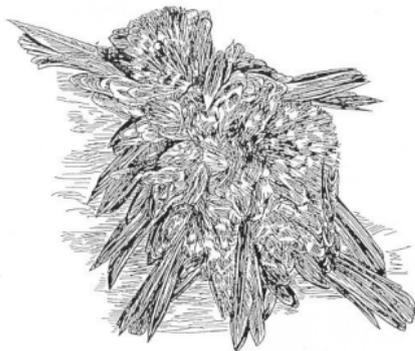


Abb. 11. Gartenbaumläufer finden sich im Winter oft zu zahlenstarken Schlafgemeinschaften zusammen. In der Abb. sind es 15 Individuen (nach einem Foto von H. Lohr). Diese Vogelart hat sogar einen speziellen Sammelruf für dieses Übernachten, das in Höhlen, Ritzen o.ä. stattfindet. Die in gemäßigteren Breiten (Westeuropa) vorkommende Geschwisterart, der Waldbaumläufer, zeigt dieses Verhalten nicht. Der Gartenbaumläufer kommt bis nach Sibirien vor (s. auch Text).

Bei Pinguinen (z.B. Adeliepinguin *Pygoscelis adeliae* und Kaiserpinguin *Aptenodytes forsteri*) sind solche "Clusterschulen" vor allem bei den Jungvögeln bekannt. Sie bilden dichte Haufen und schützen sich dadurch gegenseitig vor zu starker Belastung durch tiefe Temperaturen. Dabei werden die im wärmeren Zentrum des Haufens stehenden Vögel regelmäßig von den ungünstig am



Abb. 12. Cluster bei einer Jungenschule des Kaiserpinguins *Aptenodytes forsteri* (s. auch Text).

Außenrand stehenden abgelöst (Abb. 12). Auch zahlreiche andere Vogelarten zeigen dieses enge Zusammenrücken der Jungen bei kalter Witterung. Manche, wie z.B. Zwergdommeln (*Ixobrychus minutus*), bilden dabei richtige Kältepyramiden aus.



Abb. 13. Gemeinsames Nächtigen in Form eines dichten "Clusters" beim Blaunackenaussvogel (nach einem Foto von R. Prinzinger). Im Bild sind insgesamt 7 Tiere zusammen. Es können aber bis zu 15 - 20 Tiere sein. Meist wird der Kopf wie beim Baumläufer (s.o.) noch dicht in die Vogeltraube hineingesteckt. Dieses gemeinsame Nächtigen spart bei Kälte bis zu 30 - 40 % an Wärmeenergie.

Tab. 6. Energetischer Effekt der Clusterbildung beim Blaunackenaussvogel *Urocolius macrourus* aus Prinzinger (1989).

Anzahl der Vögel im Cluster	Stoffwechsel in J/g+h bzw. in (%) Reduktion in % im Vergleich zum Einzelvogel bei folgenden Umgebungstemperaturen:		
	4	6	8
Einzelvogel	64.3 (0)	67.3 (0)	67.5 (0)
zwei Vögel	57.3 (18.8)	55.3 (17.8)	50.3 (25.5)
drei Vögel	50.8 (21.0)	49.8 (26.0)	46.5 (31.1)

Ebenfalls zu den sozialen Verhaltensweisen gehört das Schattenspenden (Abb. 16). Beinahe alle Vogelarten schützen auf diese Weise z.B. ihre Jungen vor zu intensiver Sonneneinstrahlung.



Abb. 16. Schattenspenden für die Jungvögel bei Stieglitz (1), Kaiseradler (2) und Strauß (3, nach Fotos versch. Autoren).

Bei Flughühnern, die auf heißem Wüstensand brüten, bringen die Altvögel im Bauchgefieder zusätzlich Wasser zu den Jungen, nicht nur um sie zu tränken, sondern auch, um sie abzukühlen (Abb. 15).



Abb. 15. Flughuhn, das seinen Jungen Wasser bringt.

Die Jungen "saugen" das Wasser aus dem Brustgefieder heraus.

Der Langspornkiebitz (*Vanellus albiceps*) befeuchtet auf diese Art und Weise auch sein Gelege und verhindert so eine zu starke Aufheizung.

#### 4.2.3 Individualverhalten zur Thermoregulation

In diesem Abschnitt sollen solche Verhaltensweisen besprochen werden, die das Individuum allein und für sich zeigt. Aus diesem Bereich sind die meisten ethologischen Mechanismen zur Thermoregulation bekannt.

Der Wärmeaufnahme dient u.a. das Sonnenbaden, das praktisch alle Vögel zeigen (Abb. 17 und 18).

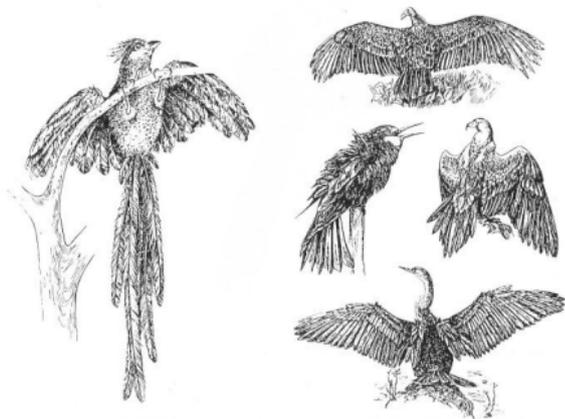


Abb. 17. Sonnenbade-Haltungen bei verschiedenen Vogelarten (nach Prinzinger 1983). 1 Truthahngerier; 2 Bienenfresser; 3 Keilschwanzadler; 4 Schlangenhalsvogel.

Der Kalifornische Rennkuckuck (Erdkuckuck, *Geococcyx californicus*) kann morgens für Aufheizzwecke (zur Energieeinsparung fällt er nachts oft in eine Kältestarre) z.B. knapp 41 % seines Energiebedarfs durch Sonnenbaden decken (vgl. Abb. 18).

Der absolute Energiebetrag entspricht etwa 2 300 J/h pro Vogel. Das Verhalten kommt bei Umgebungstemperaturen von 9-22 °C vor. Zusätzlich hilft das Sonnenbaden diesem Wüstenvogel bei der Einsparung von Wasser, da

die Atmung reduziert werden kann und dadurch geringere Atmungswasserverluste auftreten. Zum Auffangen der Sonnenstrahlen hat der Erdkuckuck spezielle dunkle Hautstellen - wenn man so will, spezielle Sonnenkollektoren.



Abb. 18. Sonnenbaden beim Rennkuckuck (*Geococcyx californicus*); s. auch Text.

Ähnliches kennt man bei der südafrikanischen Wüstenlerche (*Calamospiza melanocorys*). Auch hier findet eine deutliche Absenkung des Stoffwechsels durch Sonneneinstrahlung statt. Bei einer Umgebungstemperatur von  $+10^{\circ}\text{C}$  liegt er bei normaler Weise  $95 \text{ J/g}\cdot\text{h}$ . Bei gleicher Umgebungstemperatur, aber einer Sonneneinstrahlung von  $141 \text{ J/cm}^2\cdot\text{h}$ , sinkt der Energieverbrauch auf  $75 \text{ J/g}\cdot\text{h}$ , was einer Einsparung von rund  $21\%$  entspricht. Ebenso sinkt der evaporative Wasserverlust um über  $10\%$ . D. h., dieser Effekt des Sonnenbadens dient -wie bereits erwähnt- auch bei dieser Art gleichzeitig der Einsparung von Wasser, was vor allem bei Wüstentieren entscheidend ist. Eine detaillierte Darstellung der anderen Aufgaben des Sonnenbadens ist in Prinzinger (1983) gegeben. Sonnenbaden ist eine angeborene Verhaltensweise, die schon wenige Tage alte Jungvögel zeigen.

Die einfachste Möglichkeit der Thermoregulation auf individueller Ebene besteht in der Änderung des Energieflusses vom Körperkern an die Umgebung durch eine Änderung der Körperisolation. Stellt man Thermogramme von Vögeln her, erweisen sich Schnabel und Beine als Bereiche größter Wärmeabstrahlung. Dieser Effekt muß natürlich auf das thermoregulatorische Verhalten Einfluß haben. Die meisten Vögel stecken aus diesem Grund wohl den Schnabel während des Schlafes zurück auf die Schultern in die Federn und verhindern so eine zu große Wärmeabgabe. Man weiß, daß viele Arten dies bei hohen Umgebungstemperaturen nicht mehr machen. Auch bei Vögeln, die im Torpor sind (Mausvögel, Nachtschwalben, Kolibris) tritt dieses Verhalten nicht mehr auf. Bei ihrer stark reduzierten Körpertemperatur treten kaum noch Wärmeverluste auf, das Verhalten wäre also zwecklos. Dadurch, daß sie den Kopf "frei" halten, haben sie zudem im Torpor für Feinde mehr den Anschein eines wachen Vogels.

Ebenfalls der Wärmekonservierung dient z.B. das Aufplustern des Gefieders (Abb. 19), das Bedecken der Beine, das Einziehen der Beine beim Flug bei kalter Witterung (z.B. Bläßhuhn), beim Stehen oder beim Schwimmen und zahlreiche weitere Verhaltensweisen.



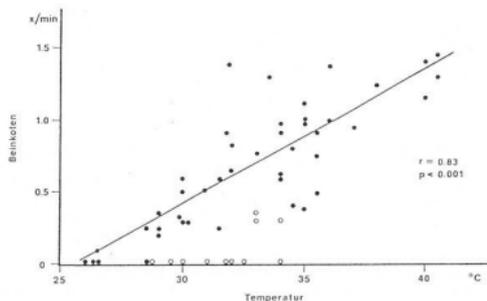
Abb. 19. Änderung der äußeren Körperform bei verschiedenen Umgebungstemperaturen bei der Amsel (nach MPG-Pressbild H. Biebach). Je niedriger die Umgebungstemperatur wird, desto mehr rundet sich der Vogel zu einem dichten Federball ab. Dadurch wird die wärmeabgebende Oberfläche stark verkleinert. Zusätzlich werden der nackte Schnabel und die nackten Beine ins Federkleid "integriert".

Durch Aufplustern kann z.B. die Isolation um über  $50\%$  verbessert werden. Gegen Wärmeverluste wird dabei die im Federkleid eingeschlossene Luftmenge möglichst groß und ruhig gehalten. Zusätzlich wird eine stärkere Kugelform des Körpers erreicht, was ergänzend Energie spart (Tab. 7).

**Tab. 7.** Oberflächen-Volumen-Verhältnisse bei der Amsel (*Turdus merula*) bei verschiedenen Körperhaltungen (s. dazu Abb. 19).  $r$  = Radius,  $Z$  = Zylinderform,  $K$  = Kugelform,  $O$  = Oberfläche,  $h$  = Höhe,  $d$  = Durchmesser,  $\Delta\%$  = Reduktionswert relativ,  $\Delta(\text{cm}^2)$  = Reduktion absolut. Als Prämissen gelten: Körpermasse 70 g,  $1 \text{ g} = 1 \text{ ml}$ , Körpervolumen bei den verschiedenen Haltungen bleibt konstant. Es ist deutlich zu sehen, daß die Kugel die günstigste Form ist, um eine geringe Oberfläche bei gleichem Volumen zu zeigen.

Gestalt schematisch	in der Relation $h=x*d$	$r$ (cm)	$O$ ( $\text{cm}^2$ )	$(\Delta\%)$	$\Delta(\text{cm}^2)$
	Kugel	2.55	81.7	0	0
	Z; $h = 1.0*d$	2.23	94.8	+16.0	+13.1
	Z; $h = 1.5*d$	1.95	95.6	+17.0	+13.9
	Z; $h = 2.0*d$	1.77	98.5	+20.6	+16.8

Auf der anderen Seite wird durch häufiges Gefiederschütteln ("Wärmeschütteln") die Wärmeabgabe unterstützt. Dabei gelangt in der Regel kühlere Umgebungsluft unter die Federn. Beim in der Negev-Wüste vorkommenden Wüstenraben (*Corvus corax ruficollis*) sinkt so z.B. bei einer Umgebungstemperatur von rund  $+54^\circ\text{C}$  bei jedem Gefiederschütteln die Temperatur im Federluftpolster um 2,5 bis 4 K.

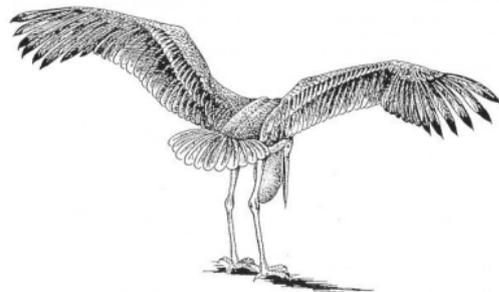


**Abb. 20.** Auftreten des Beinkotens beim Weißstorch (*Ciconia ciconia*); nach Schulz (1987).

Bei sehr hoher Umgebungstemperatur können Vögel zur Wärmeabgabe z.B. im Wasser stehen (Waldstorch, *Mycteria americana*) und/oder Baden. Sie kühlen damit über ihre Beine wie durch einen "externen Kühler" die Körpertemperatur. Ein ganz spezielles Verhalten von "künstlichem Schwitzen" zeigen einige wenige Störche und manche Geier, die ihre Beine mit einem speziellen, dünnen Kot bespritzen und über die Verdunstungskühlung Wärme abgeben (Abb. 20).

Durch Freilegen von federlosen Hautstellen (Apterien) kann die Wärmedurchgangszahl erhöht werden und damit ein verstärkter Wärmeaustausch (Abb. 24).

Der Abdimstorch (*Ciconia abdimii*) u. a. Arten stellen sich gegen den Wind, öffnen die Flügel und lassen die Luft kühlend durch die Achseln und über andere nackte Hautstellen blasen (Abb. 21).



**Abb. 21.** Windstehen beim Abdimstorch (*Ciconia abdimii*). Durch Abheben der Flügel kann die Luft an federfreie Hautstellen gelangen und dadurch kühlend wirken (s. auch Text).

Durch Verdunstungskühlung wird dabei ebenfalls überschüssige Wärme abgegeben (Abb. 22 und 23).

Schon wenige Tage alte Jungvögel können durch Veränderung ihrer Körperform die Wärmeabgabe in einem gewissen Bereich steuern (Abb. 24).

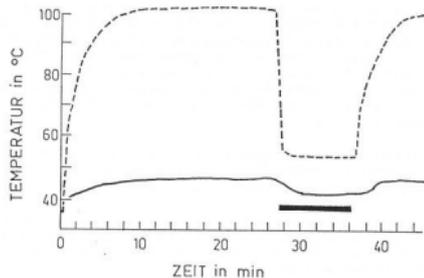


Abb. 22. Effekt eines Luftstromes (4 m/s) auf den Wärmegradienten beim Braunnackens-Raben, der mit 500 J/s bestrahlt wird (nach Marder 1973). Schwarzer Balken: Dauer des Windes. (---) Temperatur des Gefieders. (—) Hauttemperatur. Umgebungstemperatur: 25.5 °C. Es zeigt sich deutlich die hervorragende Isolation des Gefieders und der stark kühlende Effekt des Windes.

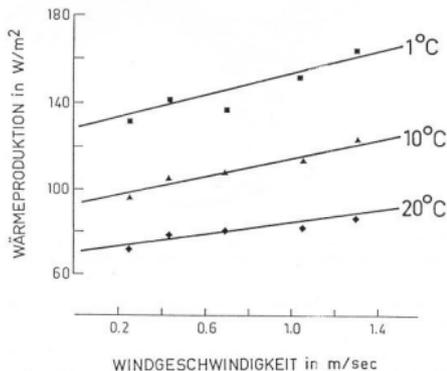


Abb. 23. Kühlung durch Wind: Steigerung des Stoffwechsels bei verschiedenen Umgebungstemperaturen und Windgeschwindigkeiten beim Dachsammerfink (nach Robinson, Campbell & King 1976).

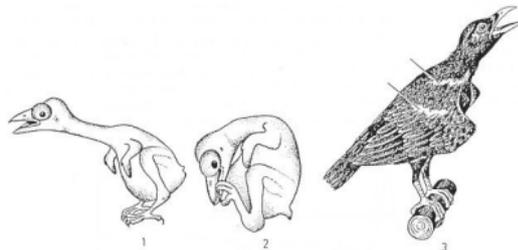


Abb. 24. Nestlinge und Adulte der Rabenkrähe bei verschiedener Wärmebelastung (nach Prinzinger 1976). Hitzestellung (1): Kopf ruht auf Nestrand. Der langgestreckte Hals, die abgespreizten Extremitäten und das Hecheln (schon am ersten Lebenstag vorhanden) führen zu maximaler Wärmeabgabe. Der Körper wird zudem von der isolierenden Nestunterlage abgehoben und Kontakt zu Nestgeschwistern wird vermieden. Kältestellung (2): Jungvogel zusammengekauert, sitzt kugelförmig. Die wärmeabgebende Oberfläche ist stark verringert. Kontakt zu Nestgeschwistern wird gesucht. Hechelnde, adulte Rabenkrähe unter Hitzebelastung (3): Hals und Beine sind gestreckt. Durch Absetzen der Flügel werden federlose Hautstellen (Apterien) frei (Striche), an denen verstärkte Wärmeabgabe möglich wird ("künstliches Schwitzen").

#### 4.2.4 Hecheln

Eine Kombination von ethologischem und physiologischem Mechanismus stellt die Kühlung durch evaporativen Wasserverlust dar. Vögel haben bekanntlich keine Schweißdrüsen und können deshalb nicht durch richtiges Schwitzen Wärme abgeben wie die Säuger. Trotzdem können sie natürlich (was oft übersehen wird) durch einfache Diffusion große Mengen Wasser über nackte Hautstellen verdunsten und dadurch Verdunstungsenergie freisetzen, die Kühlung bringt. Pro ml verdunstetes Wasser ist die Energieabgabe bei einer Körpertemperatur von etwa 40 °C dabei rund 25 J. Neben einfacher (passiver) Diffusion kann die Wasserabgabe bei Vögeln durch zwei Mechanismen gesteigert werden: durch Hecheln und/oder Kehlflattern. Die meisten Vögel können nur Hecheln. Einige Arten können sowohl Hecheln als auch Kehlflattern (z.B. Tauben, Mausvögel, Pelikane, Kormorane, Schwalmvögel, Hühnervögel und viele andere). Beim Hecheln handelt es sich um sehr schnelle Atembewegungen. Das bedeutet, daß der gesamte Atemtrakt in die Wärmeabgabe einbezogen wird. Dies bringt allerdings zum einen Schwierigkeiten mit dem Gasaus-

tausch mit sich und zum anderen wird wieder viel zusätzliche Abfallwärme bei der dazu notwendigen zusätzlichen Muskelaktion produziert. Dadurch geht z.T. bis zu 50 % des Effektes wieder verloren. Kehlflattern beschränkt sich auf die oberen Atemwege und läßt die Atemmechanik "normal" weiterlaufen. Hier können Frequenzen von über 400 bis knapp 1000/Min. erreicht und sehr effektive Kühlungen erzielt werden.

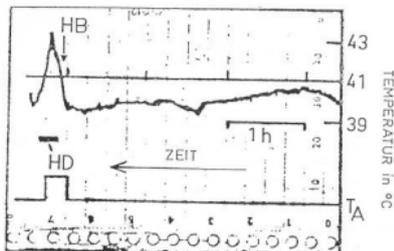


Abb. 26. Der Einfluß des Hecheln auf den Gang der Körpertemperatur (kontinuierlich von rechts nach links registriert) bei einer Rabenkrähe. Original-Registrierung aus Pinzinger (1976). Der Hechelbeginn (HB) bei einer Temperatur von 42,6°C ist durch einen Pfeil markiert. Den Gang der Umgebungstemperatur gibt schematisch die untere Kurve (TA) wieder.

(Beispiele für Hecheln und Kehlflattern Abb. 25 bis 27). Die meisten Vögel können über diese evaporativen Mechanismen bei Umgebungstemperaturen, die den Körpertemperaturen entsprechen, in der Regel weit über 100 % der Stoffwechselwärme abgeben. Nur bei stark wärmeangepaßten Vögeln liegen die Werte für die Umgebungstemperatur wesentlich höher. Dies spart dann wahrscheinlich Wasser (vgl. Abb. 25). Ein Fallbeispiel möchte ich geben:

Kormorane, z.B., sind häufig Hitzestress ausgesetzt. Als Reaktion steigern sie den evaporativen Wasserverlust zunächst durch eine Erhöhung der Atemfrequenz von rund 10 bis 15 pro Min. auf bis zu 120/Min. Ihre Körpertemperatur liegt dabei bei rund 43,8°C; der Normalwert ist 41,5°C. Zusätzlich wird gehechelt. Die Kehloszillationen beginnen, wenn die Körpertemperatur über 43°C ansteigt. Sie bleiben relativ konstant bei 790 bis 920 pro Min. Das führt zu einer Absenkung der Körpertemperatur im Mundhöhlenraum, die dann um 1 bis 5 K tiefer liegt als rektal.

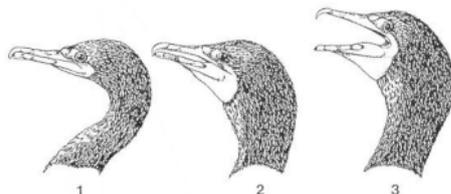
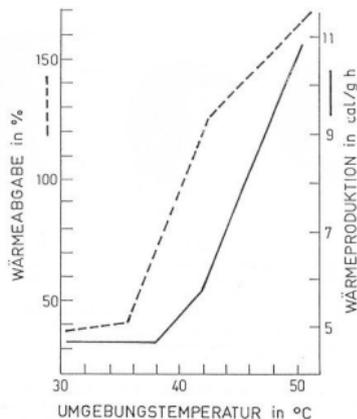


Abb. 25. Kormoran beim Hecheln und Kehlflattern. Seine normale Atemfrequenz (1) beträgt zwischen 10 - 15/Min. (Körpertemperatur rund 41,5°C). Als Reaktion auf Hitze steigert er den kühlenden evaporativen Wasserverlust; er beginnt zu hecheln, die Atemfrequenz steigt auf bis zu 120/Min. (2). Steigt die Körpertemperatur über 43°C an, zeigt er zusätzlich zum Hecheln "Kehlflattern". Die Kehlsackoszillationen (3) bleiben dabei (wie das Hecheln) relativ konstant bei 790-920/Min. Das führt meist schnell zu einer Absenkung der Temperatur im Mundhöhlenraum, die dann um 1 bis 5°C tiefer liegt als rektal.

Die meisten Wüstenvögel können über 100 % der von ihnen produzierten Stoffwechselwärme über solchen evaporativen Wasserverlust abgeben, sobald die Umgebungstemperatur das Niveau der Körpertemperatur erreicht. Der Braunnackenrabe der Negev (s. Abb. 27) gibt bei einer Umgebungstemperatur von +50°C sogar 167 % der von ihm selbst produzierten Wärmeenergie wieder ab, kompensiert also auch noch die aufgenommene Wärmeenergie der Sonneneinstrahlung.

Viel schlechter können arktische Vögel diesen Temperaturregulationsmechanismus nutzen. Das Schneehuhn (*Lagopus lagopus*) hat vermutlich den schlechtesten Wert aller Vögel: bei einer Umgebungstemperatur von +40°C kann durch evaporativen Wasserverlust nur etwa 75 % der Stoffwechselwärme abgegeben werden. D.h., daß der Vogel diese Umgebungstemperatur nicht auf Dauer aushalten kann.

Den Einfluß des Hecheln auf den Gang der Körpertemperatur zeigt Abb. 26 am Beispiel einer jungen Rabenkrähe (*Corvus corone*). Man kann deutlich feststellen, daß die Körpertemperatur kurz nach Beginn des Hecheln stark absinkt. Dieses Verhalten kann man schon im Alter von wenigen Tagen bei (allen) Vögeln beobachten.



**Abb. 27.** Wärmeproduktion (—) und Prozentsatz der durch evaporativen Wärmeverlust abgegebenen Energie an der Gesamtenergieproduktion (---) bei verschiedenen Umgebungstemperaturen beim Braunnackenerabn (nach Marder 1973). Schon bei knapp über 40 °C können diese Vögel über 100 % der produzierten Wärme über Hecheln abgeben. Schneehühner z.B. hecheln dagegen schon bei rund 21 °C. Bei einer Umgebungstemperatur, die ihrer Körpertemperatur entspricht (rund 40 °C), können sie dennoch nur rund 75 % der Stoffwechselwärme durch Hecheln abgeben; sie geraten allerdings auch selten in eine solche Situation. Dieser schlechteste Wert aller bisher gemessenen Vögel zeigt, wie unterschiedlich verschiedene Arten in ihrer Thermoregulations-Fähigkeit an ihren Lebensraum angepaßt sind.

#### 4.2.5 Nahrungsgewohnheiten

Eine erstaunliche Verhaltensanpassung, die man noch dem Bereich der Thermoregulation zuordnen kann, ist eine Präferenzänderung im Nahrungsspektrum bei einigen Vogelarten.

So hat z.B. das Sommerfutter von Birkenzeisigen in Sibirien einen Energieinhalt von rund 18.5 KJ/g. Damit können die Vögel eine untere Umgebungstemperatur (Lethalwerte) von -27 bis -34 °C erdauern. Winterfutter (vorwiegend Birkensamen) hat einen um 25 % höheren Energieinhalt von rund 23.1 KJ/g und die Vögel können

mit einer solchen Energiereserve eine Nacht bei einer Umgebungstemperatur von sage und schreibe -54 bis -67 °C ohne Schwierigkeiten und Schäden überdauern.

Entscheidend ist dazu natürlich, daß genügende Mengen an Futter gefunden und gespeichert werden können. Das Schneehuhn nützt tagsüber eine intensive Nahrungssuche dazu aus, um 1/6 seiner Körpermasse bis zum Abend als Nahrungsreserve zu sammeln. Diese Reserve wird dann nachts komplett verdaut. Die Birkenzeisige können bis zu 3 g Nahrung (das entspricht rund einem Drittel ihrer Körpermasse) im Kropf speichern, bevor sie sich in Schneehöhlen zum Schlaf zurückziehen.

#### 4.2.6 Besondere Mechanismen

Dazu zählt man u.a. Strategien wie "Hypothermie", Torpor und Überwinterung (Aestivation). Diese Mechanismen sind komplexe Zusammenwirkungen von ethologischen, physiologischen und morphologischen Strategien, die später besprochen werden sollen.

#### Danksagung

Ein großer Teil der vorliegenden Arbeit beruht auch auf eigenen Untersuchungen. Diese wurde in großzügiger Weise von der Deutschen Forschungsgemeinschaft DFG in verschiedenen Projekten gefördert.

#### 5. Literaturverzeichnis

##### Vorbemerkung:

Im Text wurde darauf verzichtet, jede einzelne Aussage mit dem dazugehörigen Zitat zu belegen. Bei einer Übersichtsarbeit wie der vorliegenden wäre dadurch der Text nur mehr schwer leserlich und zudem stark aufgebläht geworden. Beides wollte der Autor vermeiden. In dem folgenden Literaturverzeichnis sind aber alle wichtigen Arbeiten aufgeführt. Falls jemand dennoch irgendwelche Arbeiten vermissen sollte, sind diese meist in aufgeführten zusammenfassenden Artikeln enthalten und/oder werden in den nächsten Folgen der Darstellung aufgeführt. Die Gesamtzahl der ins Thema gehörenden Artikel liegt bei vielen Hundert, so daß es unmöglich ist, an diesem Ort alle zu zitieren.

- Amlaner, C.J. jr. & N.J. Ball (1983)**: A synthesis of sleep in wild birds. - *Behaviour* 87, 85-119. \*
- Ammermann, D. (1975)**: Beginn und Ende der Tagesaktivität von Zaunkönigen, Troglodytes troglodytes, bockmottet an einem Gemeinschaftsschlafplatz. - *Anz. orn. Ges. Bayern* 14, 296-299. \* **Aschoff, J. & H. Pohl (1970)**: Der Rhythmus des Vogelschlafs in Funktion der Tageszeit und der Körpergröße. - *J. Orn.* 111, 38-47. \* **Aschoff, J. (1981)**: Thermal conductance in mammals and birds: its dependence on body size and circadian phase. - *Comp. Biochem. Physiol.* 69:611-619. \* **Bartholomew, G.A. (1977)**: Body temperature and energy metabolism. In: M.S. Gordon (Hrsg.) *Animal Physiology* 364-449. Macmillan, New York. \*
- Bartholomew, G.A., T.R. Howell & T.J. Cade (1957)**: Torpidity in the White-throated Swift. *Anna Hummingbird* and Poor-will. - *Condor* 59:145-155. \* **Biergmann, H. & H. (1987)**: Die Biologie des Vögelers. - *Aula Verlag, Wiesbaden*. \*
- Bezzel, E. & R. Prinzinger (1990)**: Ornithologie. UTB Große Reihe. Ulmer. \*
- Biebach, H. (1977)**: Reduktion des Energiestoffwechsels und der Körpertemperatur hungrierender Amseisen (*Turdus merula*). - *J. Orn.* 118:294-300. \* **Biebach, H. (1979)**: Energetik des Bruns beim Sturms (Sturnus vulgaris). - *J. Orn.* 120:121-138. \* **Biem, C.R. (1980)**: The energetics of migration. In: S.A. Gaither (Hrsg.), *Animal Migration Orientation and Navigation* 175-224. New York, London. \* **Bligh, J. & K. Vogt, Hrsg. (1990)**: Thermoreception and Temperature Regulation. - Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg usw. \* **Boersma, P.D. (1986)**: Body temperature, growth and development in chicks of fork-tailed storm-petrels (*Coccyzastur forsteri*). - *Physiol. Zool.* 59:10-15. \*
- Bratfield, A.E. & M.J. Lowndy (1987)**: Animal Energetics. **Brooks, W.S. (1968)**: Comparative adaptations of the Alaskan redpolls to the Arctic environment. - *Wilson Bull.* 80:253-280. \* **Budd, S.M. (1972)**: Thermoregulation in Black-capped Chickadees (*Parus atricapillus*). - *Amer. Zool.* 12:3. \* **Calder, W.R. & J.R. King (1974)**: Thermal and capric relations of birds. In: D.S. Farner & J.R. King (Hrsg.), *Avian Biology*, Vol. 6. New York, London. \* **Campbell, B. & E. Lack, Hrsg. (1985)**: A Dictionary of birds. - Poyser, Catorn. \* **Cossins, A.R. & K. Bowler (1987)**: Temperature Biology of Animals. - London, New York. \* **Dawson, F.R. & J.W. Hudson (1970)**: Birds. In: G.C. Whitow (Hrsg.), *Comparative Physiology of Thermoregulation*, Vol. 1:223-310. New York, London. \* **DeJong, A.A. (1976)**: The influence of simulated solar radiation on the metabolic rate of white-crowned sparrows. - *Condor* 78:174-179. \* **Feduccia, A. (1984)**: Es begann am Jura Meer. - Gerstenberg Verlag, Hildesheim. \*
- Feuerbacher, I. & R. Prinzinger (1980)**: Zum Einfluß von Testosteron auf Körpertemperatur und Stoffwechsel bei der Japanwachtel *Coturnix coturnix japonica*. - 92 *J. Vörs. Dt. Orn. Ges., Hannover* 4, 9. *Orn.* 122:332-333. \* **Feuerbacher, I. & R. Prinzinger (1981)**: Der Einfluß von Koptation und leistungstomatängiger Erregung auf die Körpertemperatur von Wachteln (*Coturnix c. japonica*). - *J. Orn.* 122:94-95. \*
- Feuerbacher, I. & R. Prinzinger (1981)**: The effects of the male sex-hormone testosterone on body temperature and energy metabolism in male Japanese Quail (*Coturnix coturnix japonica*). - *Comp. Biochem. Physiol.* 70A:247-250. \* **Feuerbacher, I. (1981)**: Der Einfluß von Testosteron auf die Regulation der Körpertemperatur und des Energiestoffwechsels bei der Wachtel (*Coturnix coturnix japonica*). - Diss. Univ. Tübingen. \*
- Frost, P.-G.H. & W.R. Siegfried (1975)**: Use of legs as dissipators of heat in flying passerines. - *Zool. Africana* 10:101-102. \* **Garber, R. (1952)**: Zum Nüchtern der Zaunkönige, Troglodytes troglodytes (L.) in Niskäktion. - *Beitr. Vogelkde.* 3:197. \* **Goldstein, D.L. (1983)**: Effect of wind on avian metabolic rate with particular reference to Gambel's Quail. - *Physiol. Zool.* 56(4):485-492. \* **Goodwin, D. (1967)**: Some possible functions of sun-bathing in birds. - *Brit. Birds* 60:363-364. \* **Hartorn, S. (1972)**: Hypothermia of lts in the Arctic Winter. - *Orn. Scand* 2:153-166. \* **Hainsworth, F. & L.L. Wolf (1970)**: Regulation of oxygen consumption and body temperature during torpor in a hummingbird (*Elaenia jugularis*). - *Science* 168:368-369. \*
- Hatch, D.E. (1970)**: Energy conserving and heat dissipating mechanisms of the Turkey Vulture. - *Auk* 87:111-124. \* **Hauser, D.C. (1957)**: Some observations on sun-bathing in birds. - *Wilson Bull.* 69:98-100. \* **Hänssler, I. & R. Prinzinger (1979)**: The influence of the sex-hormone Testosterone on body temperature and metabolism of the male Japanese Quail (*Coturnix coturnix japonica*). - *Experientia* 35:509-510. \*
- Herrod, C.F. & Kessel B. (1967)**: Thermal conductance in birds and mammals. - *Comp. Biochem. Physiol.* 21:404-414. \* **Hesse, K. (1955)**: Baumäuler Schlafplätze. - *Vogelwelt* 76:107. \* **Hoffmann, R. & R. Prinzinger (1984)**: Torpor und Varnungsanpassung bei 4 Mäusevogelarten (Coliiformes). - *J. Orn.* 125:225-237. \* **Houston, D.G. (1980)**: A possible function of sunning behaviour by gullfinch, *Uria lomvia*, and other large soaring birds. - *Ibis* 122:366-369. \* **Howell, T.R. & G.A. Bartholomew (1962)**: Temperature regulation in the Sooty Tern *Sterna fuscata*. - *Ibis* 104:98-105. \* **Hund, K. & R. Prinzinger (1974)**: Eif löte Mühschwaben (*Diolichon urbica*) in einem Nalureis. - *Orn. Mitt.* 26:151. \* **Hund, K. & R. Prinzinger (1980)**: Zur Jugendentwicklung der Körpertemperatur und des Körpergewichtes beim Kuckuck *Cuculus canorus*. *Ökol. Vogelw. (Ecol. Birds)* 2:130-131. \* **Hund, K., R. Prinzinger & R. Mörke (1981)**: Bockschälungen an handfangerischen Zweigvögeln (*Idocorychus misulius*). - *Naturwissenschaften* 28:26-27. \*
- Hund, K., R. Prinzinger & R. Mörke (1984)**: Tiefe Hypothermie bei jungen Zweigvögeln (*Idocorychus misulius*). - *J. Orn.* 166:371-372. \* **Huppö, O. (1987)**: Der Einfluß von Wachstum, Thermoregulation und Verhalten auf den Energiehaushalt der Silbermöve (*Larus argentatus*, Pomptopidii 1763). - Diss. Univ. Hamburg. \*
- Irving, I. (1972)**: Arctic Life of Birds and Mammals. - Zoophysiology and Ecology 2. - Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York. \* **Kahl, M.P. (1971)**: Spread-wing postures and their possible functions in the Scaevola. - *Auk* 88:715-722. \* **Kendish, S.C. (1981)**: Energy of birds conserved by roosting in cavities. - *Wilson Bull.* 73:140-147. \* **Kennedy, P.G. (1936)**: Roosting-Habits of the Tree Creeper. - *Brit. Birds* 30:2-13. \*
- Kennedy, R.J. (1969)**: Sunbathing behaviour of birds. - *Brit. Birds* 62:249-258. \* **Kespaik, J. & D. Luleyeva (1968)**: Temporary hypothermia in Swallows. - *Comm. Baltic* 5:122-145. \* **Kespaik, J. (1972)**: Temporary Hypothermy in Sand Martins (*Riparia riparia*) in natural conditions. - *Comm. Baltic* 7:176-183. \*
- Kleiber, M. (1967)**: Der Energiehaushalt von Mensch und Haustier. - Berlin, Hamburg. \* **Klüver, H.N., J. Ligtvoel, C. van den Ouwelan & F. Zepewald (1940)**: De loventwijze van den wienlekking. *Troglodytes*. - *Lomosa* 13:1-51. \* **Koort, G.A. (1951)**: Common roosting of the Pigmy Nuthatch. - *Condor* 59:396. \* **Kotler, J. (1971)**: Wissenschaftler (Anthus pratensis) nachtlagen in warmer Asche. - *Anz. orn. Ges. Bayern* 10:110. \* **Krüger, K., R. Prinzinger & K.L. Schuchmann (1982)**: Torpor and Metabolism in Hummingbirds. - *Comp. Biochem. Physiol.* 73A:679-689. \* **Lasiewski, R.C. & G.A. Bartholomew (1966)**: Evaporative cooling in the Poor-will and the Tawny Frogmouth. - *Condor* 68:253-262. \* **Lasiewski, R.C. & H.J. Thompson (1966)**: Field observation of torpidity in the Violet-green Swallow. - *Condor* 68:102-103. \*
- Lasiewski, R.C. & W.R. Dawson (1969)**: Physiological responses to temperature in the Common Nighthawk. - *Condor* 66:477-494. \* **Lohrt, H. (1955)**: Schlafgewohnheiten der Baumäuler (*Cuculus brachyactis*, c. familiaris) und anderer Kuckuckvögel in kalten Wintermonaten. - *Vogelwarte* 18:71-77. \* **Lustick, S.I. (1969)**: Bird energetics: effects of artificial radiation. - *Science* 163:387-390. \* **Lyman, C.H., J.S. Willis, A. Malan & L.C.H. Wang (1982)**: Hibernation and Torpor in Mammals and Birds. - *Academic Press*, New York, London. \* **MacLean, G.L. (1975)**: Belly-soaking in the Characiformes. - *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* 72:74-82. \* **Marder, J. (1973)**: Body temperature regulation in the Brown-necked Raven (*Corvus corax ruficollis*). - I. Metabolic rate, evaporative water loss and body temperature of the ravens exposed to heat stress. - *Comp. Biochem. Physiol.* 45A:421-430. \* **Marder, J. (1973)**: Body temperature regulation in the Brown-necked Raven (*Corvus corax ruficollis*). - II. Thermal changes in the plumage of ravens exposed to solar radiation. - *Comp. Biochem. Physiol.* 45A:431-440. \* **McAtee, W.L. (1947)**: Torpidity in birds. - *Amer. Midl. Nat.* 38:191-206. \* **McFarland, D. & P. Budgell (1970)**: The Thermoregulatory Role of Feather Movements in the Barbary Dove. - *Physiol. & Behav.* 5:763-771. \* **Moore, A. (1945)**: Winter night habits of birds. - *Wilson Bull.* 57:253-260. \* **Mugaas, J.N. & J.R. Tompsett (1970)**: Thermoregulation in the Red-tailed Nuthatch (*Sitta canadensis*). - *Condor* 72:125-132. \* **Müller, H.C. (1972)**: Sunbathing in birds. - *Z. Tierpsychol.* 30:253-258. \* **Ohmart, R.D. & R.C. Lasiewski (1971)**: Roadrunners: energy conservation by hypothermia and absorption of sunlight. - *Science* 172:67-69. \* **Paynter, R.A. (1974)**: Avian Energetics. - Putti, Nuttall. *Orn. Club* 15. Cambridge: Mass. \* **Peiponen, V.A. (1965)**: On hypothermia and torpidity in the Nighthawk (*Caprimulgus europaeus* L.). - *Ann. Acad. Sci. Fenn.* 87:1-15. \* **Precht, H., J. Christopherson & H. Seneel (1955)**: Temperatur und Leben. - Berlin, Göttingen, Heidelberg. \* **Prinzinger, R. (1983)**: Sonnenbaden bei Vögeln. - *Ökol. Vogelw. (Ecol. Birds)* 5:41-62. \* **Prinzinger, R. & K. Sieidle (1980)**: Metabolism-weight relationship in some small nonpasserine birds. - *Experientia* 36:1299-1300. \* **Prinzinger, R. & K. Hund (1975)**: Untersuchungen über Körpertemperatur und Stoffwechsel beim Fichtenzeischnabel *Loxia c. curvirostra*. - *Anz. Orn. Ges.* 14:70-78. \* **Prinzinger, R. & K. Sieidle (1986)**: Experimenteller Nachweis von Torpor bei jungen Mehrschwaben *Diolichon urbica*. - *J. Orn.* 127:95-96. \* **Prinzinger, R. & K. Sieidle (1988)**: Ontogeny of temperature, thermoregulation and torpor in the house martin *Diolichon urbica* (L.) and its ecological significance. - *Oecologia* 76:302-312. \* **Prinzinger, R. & K. Sieidle (1988)**: Ontogeny of Thermoregulation in the House Martin (*Diolichon urbica*). - *Acta XIX Congr. Orn. Int. Ottawa* (1986): 1981-1991. \*
- Prinzinger, R. & R. Roth (1987)**: Energieauslast, Körpertemperatur und Altmung beim Blauaunenschauvögels *Urocolius macrourus*. - *Vörs. Dt. Zool. Ges.* 80. Jahresversammlung in Ulm: 288-289. \* **Prinzinger, R. (1976)**: Temperatur- und Stoffwechselregulation der Dohle *Corvus monedula* L. - *Fauna-Orn. Corvus corone* L. und Elster *Hic. pica* L. Corvidae. - *Anz. Orn. Ges.* 15:1-47. \* **Prinzinger, R. (1978)**: Frühlingsnachschub zur Regulation energetischer Bedürfnisse. - *Parasiten* bei der Konsumtion von Energie. - *J. Orn.* 116:116-118. \* **Prinzinger, R. (1979)**: Lebensalter und relative Gesamtenergieproduktion beim Vögel. - *J. Orn.* 120:103-105. \* **Prinzinger, R. (1982)**: Benutzen beim Weilschwarz (*Coccyzastur coccyzastur*). Eine thermoregulatorische Verhaltensweise zur Wärmeabgabe durch die Beine. *Ökol. Vogelw. (Ecol. Birds)* 4:82-83. \*
- Prinzinger, R. (1982)**: The energy costs of temperature regulation in birds: the influence of quick sinusoidal temperature fluctuations on the gaseous metabolism of the Japanese Quail (*Coturnix coturnix japonica*). - *Comp. Biochem. Physiol.* 71A:469-472. \* **Prinzinger, H. (1983)**: Torpor, Latenz und Energie. - *Spartanum*. - *Kosmos* 1983/8:22-24. \* **Prinzinger, R. (1988)**: Energy metabolism, body temperature and breathing parameters in nontorpid blue-naped mousebirds *Urocolius macrourus*. - *J. Comp. Physiol. B* 157:801-806. \* **Prinzinger, R. (1989)**: The Energy Cost of Life Stages in Birds. - In: Wieser, W. & E. Gaiger (Hrsg.), *Energy Transformations in Cells and Organisms*: 123-129. \* **Prinzinger, R. (1990)**: Die Lebensstadien

und ihre physiologische Zeit bei Vögeln – eine allometrische Betrachtung – J. Orn. 131: 47-61. \* **Prinzinger, R., A. Pressmar & E. Schleucher (1990)**: Minireview: Body temperature of birds – Comp. Biochem. Physiol. submitted. \* **Prinzinger, R., I. Lubben & K.-L. Schuchmann (1989)**: Energy metabolism and body temperature in 13 sunbird species (Nectariniidae) – Comp. Biochem. Physiol. 92A: 393-402. \* **Prinzinger, R., K. Hund & G. Hochsieder (1979)**: Brut- und Brutabstufungsparameter am Beispiel vom Star (Sturnus vulgaris) und Mehlschwalbe (Delichon urbica): Zwei Brutabstufungsparameter mit inverser Tagesperiodizität – Vogelwelt 100 (5): 181-188. \* **Prinzinger, R., K. Krüger & K.-L. Schuchmann (1981)**: Metabolism-weight relationship in 17 humming-bird species at different temperatures during day and night – Experientia 37: 1307-1309. \* **Prinzinger, R., R. Göppel & A. Lorenz (1981)**: Der Torpor beim Rotrückennaamsvogel Colinus castaneotus. – J. Orn. 122: 379-392. \* **Prinzinger, R., R. Göppel, A. Lorenz & E. Kulzer (1981)**: Body temperature and metabolism in the Red-backed Mousebird (Colius castaneotus) during fasting and torpor – Comp. Biochem. Physiol. 69A: 689-692. \* **Rainsford, L.J. (1955)**: Goldcrest roosting in disused boring of woodpecker. – Brit. Birds 48:285. \* **Raths, R. & E. Kulzer (1976)**: Physiology of hibernation and related lethargic states in mammals and birds. – Bonn. Zool. Monogr. Nr. 9. \* **Reinertsen, R.E. (1985)**: Energy strategies in the cold. Diss. Univ. Trondheim (Norwegen). \* **Reynolds, J.F. (1977)**: Thermo-regulatory problems of birds nesting in and across in East Africa: a review. – Scopus 10(3):57-68. \* **Reynolds, J.F. (1985)**: Bolly Soaking. In: B. Campbell & E. Lack, (Hrsg.), A Dictionary of Birds-45. Poyser, Calton. \* **Richards, S.A. (1975)**: Thermal homeostasis in birds. – Symp. Zool. Soc. London 35:65-96. \* **Richards, S.A. (1970)**: The biology and comparative physiology of thermal panting – Biol. Reviews 45:223-264. \* **Robinson, D.E., G.S. Campbell & J.R. King (1976)**: An evaluation of heat exchange in small birds. – J. comp. Physiol. 105:153-166. \* **Schaeter, H. (1957)**: Überwinterung von Singvögeln in der Subarktis (bei Wornuta) – Vogelwarte 19 (1): 38-40. \* **Schlesker, R. (1979)**: Zum Fluyverhalten des Bläuhirns Fulica atra bei extremer Kälte. – Ökol. Vogelz. (Ecol. Birds) 1:181. \* **Schmidt-Nielsen, K. (1964)**: Desert Animals. – Oxford. \* **Scholander, P.F., R. Hock, V. Walter, F. Johnson & L. Irving (1950)**: Heat regulation in some arctic and tropical mammals and birds. Biol. Bull. 99:237-258. \* **Schuchmann, K.-L. & R. Prinzinger (1988)**: Energy Metabolism, Nocturnal Torpor and Respiration frequency in a Green Hermit (Phaethon guy) – J. Orn. 129: 469-472. \* **Schuchmann, K.-L., K. Krüger & R. Prinzinger (1983)**: Torpor in hummingbirds. – Bonn. Zool. Beitr. 34(1): 273-277. \* **Schulz, H. (1980)**: Thermoregulatorisches Verhalten des Weistorsches (Ciconia ciconia). Analyse des Verhaltens und seiner Biotopnutzung für Verluste bei benignen Störungen im afrikanischen Winterquartier. – Vogelwarte 34:107-117. \* **Serényi, D.L. (1970)**: Torpidity in the White-backed Swallow. – Emu 70:27-28. \* **Siedle, K. & R. Prinzinger (1988)**: Ontogenese des Körpergefieders, der Körpermasse und der Körpertemperatur bei der Mehlschwalbe (Delichon urbica) – Vogelwarte 34(3): 149-163. \* **Simmons, K.E.L. (1984)**: The sunning Behaviour of Birds. Bristol. \* **South, F.E. (1972)**: Hibernation and Hypothermia. Perspectives and Challenges. – New York. \* **Stanton, J.M. (1982)**: Timing of bathing, dusting and sunning – Brit. Birds 75:65-86. \* **Steen, J. (1958)**: Climatic adaptation in small northern birds. – Ecology 39:626-629. \* **Steen, J. (1958)**: Climatic adaption in some small northern birds. – Ecology 39:626-629. \* **Stiering, A. (1929)**: Nüchternungsweise des Gartenbaumlauffers. – Orn. Boob. 26:208. \* **Storer, R.W., W.R. Siegfried & J. Kinahan (1976)**: Sunbathing in grebes. – Living Bird 14:45-56. \* **Sturkie, P.D., Hrsg. (1986)**: Avian Physiology – Springer Verlag, New York, Berlin, Heidelberg, Tokyo. \* **Swingland, I.R. (1977)**: The social and spatial organisation of winter roosting in the Rook (Corvus frugilegus) J. Zool. Lond. 182:509-528. \* **Thelecke, G. (1959)**: Über Sozialgewohnheiten des Gartenbaumlauffers (Garrula trachydactyla) und des Waldbaumlauffers (Coturnix familiaris). – J. Orn. 100:25-38. \* **Thorpe, W. H. (1924)**: The Roosting Habits of the Tree Creeper. Brit. Birds 18:21. \* **Walsberg, G.E. (1986)**: Thermal consequences of roost-site selection: the relative importance of three modes of heat conservation. – Auk 103:1-7. \* **Wang, L. & J.W. Hudson, Hrsg. (1978)**: Strategies in Cold: Natural Torpidity and Thermogenesis. – New York. \* **Wetmore, A. (1921)**: A study of the body temperature of birds. – Smith Misc. Coll. 72:1-52. \* **Whitson, M.A. & B. Dale (1983)**: The Roadrunner, Clown of the Desert. – National Geographic, May 83: 694-702. \* **Whitlow, G.C. (1970)**: Comparative Physiology of Thermoregulation. – New York, London. \* **Wunder, B.A. (1979)**: Evaporative water loss from birds: Effects of artificial radiation. – Comp. Biochem. Physiol. 63A:493-494.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Roland Prinzinger,  
AK Stoffwechselfysiologie des Zoologischen Instituts  
der Johann-Wolfgang-von-Goethe-Universität,  
Siesmayerstraße 70, D-6000 Frankfurt/Main 1

## 6. Anhang

Im folgenden werden Daten zur Körpertemperatur bei Vögeln nachgetragen, die in der vorangestellten Arbeit in dieser Breite noch nicht zur Verfügung standen. Sie entstammen aus einem "Review-Artikel" (Body Temperature in Birds) von R.Prinzinger, E. Schleucher und A. Premar (Comp. Biochem. Physiol. i.p.).

Tabelle 1 (Anhang). Körpertemperaturen in verschiedenen Vogelordnungen.

Erste Zahl: Ruhetemperatur; zweite Zahl: Aktivitätswerte; dritte Zahl: Hohe Aktivität (Fliegen, Rennen etc.). Signifikante Differenz zum Mittelwert aller Vögel: \*

Ordnung	n	Mittelwert +/- SD (Bereich)	Signifikanz
alle Vögel	202	38.54 +/- 0.96	
	654	41.01 +/- 1.33	
	74	43.85 +/- 0.93	
-----			
Passeriformes	59	38.9 +/- 0.87 (36.0 - 40.8)	
	234	41.7 +/- 1.14 (39.0 - 44.1)	*
	45	43.9 +/- 0.78 (43.1 - 47.7)	
Piciformes	1	39.0	
	17	42.0 +/- 0.87 (39.0 - 43.0)	*
	2	43.7 +/- 0.87 (43.3 - 44.2)	
Trochiliformes	19	38.1 +/- 1.26 (35.3 - 39.5)	
	57	40.4 +/- 1.51 (35.6 - 44.6)	
	-	-	
Caprimulgiformes	7	37.9 +/- 1.51 (35.0 - 39.5)	
	9	39.7 +/- 1.70 (37.0 - 42.4)	
	2	43.9 +/- 0.87 (43.5 - 44.3)	
Strigiformes	8	38.7 +/- 0.56 (38.0 - 39.8)	
	20	40.2 +/- 0.66 (38.6 - 41.2)	
	1	44.2	
Columbiformes	6	38.6 +/- 0.66 (37.7 - 39.9)	
	19	40.9 +/- 1.33 (38.6 - 43.3)	
	5	44.6 +/- 0.91 (43.6 - 46.2)	
Charadriiformes	16	38.5 +/- 0.99 (35.2 - 39.5)	
	64	40.9 +/- 0.86 (38.3 - 42.4)	
	2	43.6 +/- 0.87 (43.3 - 43.9)	

Ordnung	n	Mittelwert +/- SD (Bereich)	Signifikanz
Gruiformes	1	37.5	
	10	40.5 +/- 0.71 (39.1 - 41.4)	
	-	-	
Galliformes	4	38.9 +/- 1.16 (37.5 - 40.5)	
	39	41.4 +/- 0.92 (38.2 - 42.5)	
	3	44.8 +/- 1.59 (43.3 - 47.0)	
Falconiformes	5	39.0 +/- 0.86 (38.0 - 40.3)	
	22	41.0 +/- 0.96 (39.4 - 42.8)	
	1	43.3	
Anseriformes	5	39.0 +/- 0.42 (38.3 - 39.5)	
	45	41.3 +/- 0.77 (39.8 - 43.0)	
	4	43.2 +/- 0.04 (43.1 - 43.2)	
Ciconiiformes	4	39.3 +/- 0.38 (38.7 - 39.6)	
	15	40.5 +/- 0.82 (39.5 - 42.3)	
	1	44.3	
Pelecaniformes	5	37.9 +/- 0.73 (37.1 - 38.9)	
	17	40.6 +/- 0.81 (39.0 - 42.7)	
	2	43.7 (43.2 - 44.2)	
Procellariiformes	22	38.3 +/- 0.68 (37.0 - 39.6)	
	24	39.4 +/- 0.84 (37.5 - 41.0) *	
	-	-	
Casuariformes	6	38.6 +/- 0.58 (37.7 - 39.2)	
	6	38.8 +/- 0.43 (37.9 - 39.2) *	
	-	-	
Sphenisciformes	10	37.8 +/- 0.76 (36.0 - 39.0) *	
	10	38.2 +/- 0.68 (37.0 - 39.0) *	
	-	-	
Coliiformes	4	38.2 +/- 0.93 (36.6 - 39.0)	
	5	39.5 +/- 1.21 (38.0 - 41.5)	
	1	43.2	
Struthioniformes	3	38.3 +/- 0.31 (38.0 - 38.7)	
	3	39.3 +/- 0.58 (38.7 - 40.1) *	
	-	-	
Apterygiformes	3	38.2 +/- 0.65 (37.4 - 39.0)	
	3	38.3 +/- 0.51 (38.1 - 39.0) *	
	-	-	

Ordnung	n	Mittelwert +/- SD (Bereich)	Signifikanz
Tinamiformes	1	39.2	
	1	40.5	
	-	-	
Gaviiformes	2	39.2 +/- 0.25 (39.0 - 39.5)	
	2	39.3 +/- 0.35 (39.0 - 39.0)	
	-	-	
Podicipediformes	2	38.9 +/- 0.40 (38.5 - 39.3)	
	4	39.5 +/- 0.65 (38.5 - 40.2)	
	-	-	
Psittaciformes	2	37.9 +/- 0.20 (37.7 - 38.1)	
	5	41.5 +/- 0.39 (41.0 - 41.5)	
	1	43.5	
Apodiformes	3	38.6 +/- 0	
	4	40.0 +/- 1.43 (38.6 - 41.8)	
	-	-	
Coraciiformes	1	39.2	
	-	-	
	-	-	
Cuculiformes	-	-	
	4	41.8 +/- 0.40 (41.2 - 42.3)	
	1	43.5	

**Abbildung 1 (Anhang):** Die Abhängigkeit der Körpertemperatur (Tb in °C, y-Achse) von der Körpermasse (M in g, x-Achse) aller untersuchten Vögel in der Ruhephase (C), Aktivitätsphase (B) und bei hoher Aktivität (Flug, Rennen etc., A). Die jeweilige Anzahl "n" und die entsprechenden Korrelationsgleichungen sind in der linken oberen Ecke der Teilabbildungen markiert. Die schwarzen Balken mit der %-x-Achse geben die relative Verteilung der einzelnen Temperaturwerte wieder. Es zeigt sich, daß in der Ruhephase die Körpertemperatur von der Körpermasse praktisch unabhängig ist. Nur bei den Aktivitätswerten nimmt die Körpertemperatur mit steigender Masse deutlich ab. Siehe dazu auch Text.

