

Temperaturregulation bei Vögeln

II. Morphologische Mechanismen

von ROLAND PRINZINGER

AK Stoffwechselphysiologie der Universität Frankfurt

1. Einleitung
2. Ergänzungen zu "I. Thermoregulatorisches Verhalten"
3. Federkleid
4. Haut und Hautbildungen
5. Wärmedurchgangszahl
6. Wärmetauschersysteme
7. Klimaregeln
8. Nestisolation
9. Pinguine als Fallbeispiel
10. Literaturverzeichnis
11. Anhang

1. Einleitung

Temperaturregulation (Thermoregulation) - Übersicht

Zur Wiederholung: Wie bereits im ersten Teil dieser Arbeit (LUSCINIA 46, 1990: 255-302) erwähnt, regeln Vögel und Säuger ihre Körpertemperatur nach einem 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 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. Auch in der 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 ohne die grundlegende Physiologie nicht denkbar sind. Ein Fallbeispiel: Für die Verhaltensweise "Kehlfattern" benötigt man natürlich einen entsprechend 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 Arbeitenfolge (I.) wurden die ethologischen Strategien vorgestellt. Hier folgen nach einer kurzen Ergänzung zur Ethologie die morphologischen Mechanismen.

2. Ergänzungen zu "I. Thermoregulatorisches Verhalten"

Im folgenden werden noch kurz einige wichtige Ergänzungen zum ersten Teil der Arbeit "I. Thermoregulatorisches Verhalten" (im folgenden mit "I." abgekürzt) nachgeliefert.

Die erste Ergänzung betrifft eine Beobachtung von Reichholf-Riehm (1975) zum Kontaktschlafen bei der Beutelmeise (*Remiz pendulinus*), das wie bei Schwanzmeisen aussieht (vgl. Abb. 14 o.g. Arbeit). Auch diese Vogelart scheint wie der Gartenbaumläufer (vgl. Abb. 11 o.g. Arbeit) einen speziellen Ruf zu besitzen, mit dem zum Zusammenrücken aufgefordert wird, bzw. das dieses Verhalten erst erlaubt oder auslöst: Mit einem leisen, kaum hörbaren "ziüih" rücken die Beutelmeisen zusammen.

Thaler (1991) konnte bei Winter- und Sommergoldhähnchen (*Regulus regulus* und *Regulus ignicapillus*) sehr schön eine deutliche Einschränkung gewisser Aktivitätsformen während starker Kältebelastung feststellen. Die Goldhähnchen reduzieren z.B. deutlich das intraspezifische Aggressionsverhalten, vermeiden unnötige Bewegungen (Flügelzucken, schnelle Flüge) und werden gegen Beutegreifer weniger aufmerksam. Alle diese Verhaltensweisen sparen viel Energie (Abb. 1 und 2).

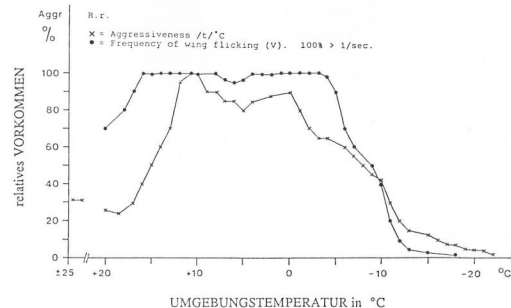


Abb. 1: Relative Veränderungen verschiedener Verhaltensweisen (100% = durchschnittlicher Maximalwert) bei unterschiedlicher Umgebungstemperatur beim Wintergoldhähnchen (*Regulus regulus*); aus Thaler (1991). Mit Punkten ist das Verhalten des Flügelzuckens markiert und mit Kreuzen das intraspezifische Aggressionsverhalten (siehe auch Abb. 2). Beide Verhaltensweisen werden bei knapp über -15°C eingestellt.

Auch bei anderen Vogelarten kann man bei starker Kältebelastung feststellen, daß sie ihre Bewegungsaktivität auf das absolut Notwendigste reduzieren und auf diese Weise manchmal wie besonders zahm erscheinen. Besonders deutlich ist dies z.B. auch bei der Amsel (*Turdus merula*) an sehr kalten Wintertagen zu beobachten. Aktivität benötigt besonders viel zusätzliche Energie. Eine Reduktion in diesem Bereich hat demnach einen großen Spareffekt.

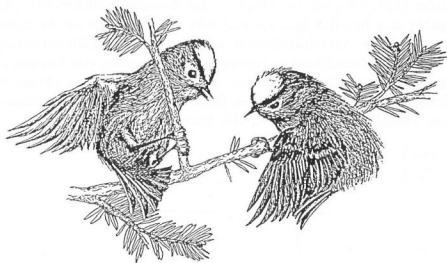


Abb. 2: Aggressionsverhalten zweier Wintergoldhähnchen-Weibchen (*Regulus regulus*). Dieses Verhalten wird bei Kälte stark reduziert bis eingestellt. Aus Thaler (1991).

3. Federkleid

Das Gefieder (Ptilosis) hat eine wichtige Funktion bei der Mitwirkung am Wärmehaushalt. Die Wärmeabgabe kann durch die Federn sehr wirkungsvoll verändert werden. Primär dient es natürlich dazu (wie die Haare der Säugetiere) Wärme zu konservieren. Dies geschieht vor allem dadurch, daß die Federn eine ruhende Luftschicht zwischen Umgebung und Haut bilden. Und Luft ist der beste natürliche Isolator. Zum einen erfolgt dies durch einen dachziegelartigen Aufbau (und damit Abschluß nach außen) der Konturfedern, die auf diese Weise ein dichtes Luftpolster schaffen. Durch unterschiedlich starkes "Plustern" des Gefieders kann die Dicke des Luftpolsters und damit der Isolationswert verändert werden. Daneben wird durch Dunenfedern durch eine starke Aufspießung der Federäste und weichen Strahlen ein "Felleffekt" erzielt, der äußerst wirkungsvoll Luft einschließt, ohne den Wasserdampfaustausch zu behindern. Solche Dunen sind bekanntlich extrem gute Isolatoren mit geringem Gewicht und sehr guten Atemeigenschaften (Bettwäsche-füllungen!!). Vor allem Entenarten nützen diese Dunen zur Auspolsterung ihrer Nester. Oft sind Konturfedern über einen Afterschaft mit einem daunigen Anteil (Abb.4A,1) versehen und können so beide Effekte nützen.

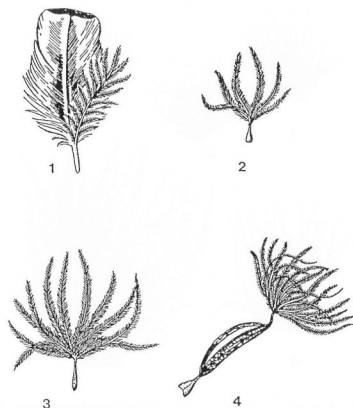


Abb. 4A: Verschiedene Formen von Dunenfedern (nach Bezzel & Prinzing, 1990). Bei Dunenfedern (Plumae) ist der Schaft kürzer als die längsten Äste oder fehlt ganz. Ein Verankerungssystem zwischen den langen fadenförmigen Ästen mit schachtelhalmartiger Gliederung ist nicht ausgebildet. Dunenäste laden sich durch Reibung bei der Körperbewegung negativ auf und halten daher meist größtmöglichen Abstand voneinander ein. Die Strahlen sind oft kreuzweise in alle Richtungen angeordnet, so daß ein weiches, dreidimensionales Netzwerk an der Basis der Strahlen entstehen kann. Dieses Netzwerk schließt viel Luft ruhig ein und ist deshalb eine ideale Isolationsschicht.

1 Konturfeder mit daunigem Afterschaft. 2 Nestdunen (Neoptile) bilden bei den meisten Vögeln das erste Federkleid. Die Äste gehen strahlig von der Federbasis aus. 3 Pelzdune (Teloptile) eines erwachsenen Vogels. Ihre Hauptaufgabe ist die thermische Isolation. Fehlt bei einigen Vogelgruppen (Flachbrustvögel, Tauben, Kuckucke, Kolibris, Trogene, Racken, Spechte, Sperlingsvögel); hier nehmen die o.g. Konturfedern u.U. diese Isolationsaufgabe wahr. 4 Puderdunen (Pulviplumae) haben keine Isolationsaufgabe. Sie zerfallen in winzige Partikel (etwa 1/1000 mm Teilchengröße) und bilden dadurch ein von Wasser nicht benetzbares Pulver, mit dem das Gefieder eingestäubt wird (Tauben, Reiher).

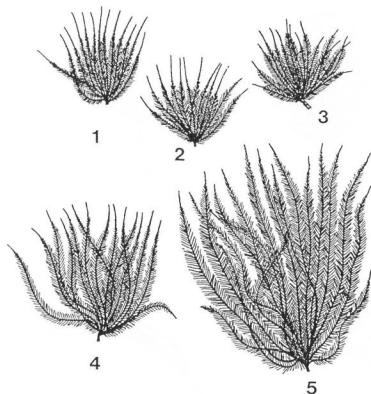


Abb. 4B: Anpassung verschiedener Nestlingsdunen von Alken an die jeweiligen Lebensbedingungen (nach Kartaschew 1960).

1 Trottellumme (*Uria aalge*); 2 Dickschnabellumme (*Uria lomvia*); 3 Tordalk (*Alca torda*); 4 Gryllteiste (*Cephus grylle*); 5 Papageientaucher (*Fratercula arctica*). Die verdeckt-brütenden Arten (4, 5) haben lange und weiche Dunen, die locker über den Körper verteilt sind. Bei den offen brütenden Lummern sind die Dunen kurz, dicht, hart und beinahe wollig ausgebildet. Das Dunenkleid bedeckt praktisch den ganzen Körper lückenlos. Dieser Dunentyp verhindert, daß Wind das Dunenkleid aufbläht, was für die Nestlinge, die auf offenen Felsvorsprüngen leben, sehr wichtig ist. Tordalke brüten in halbverdeckten Nestern. Die Dunen ähneln denen der Lummern. Allerdings sind die Federraine nicht so dicht besetzt wie bei den Lummern.

Spezielle (Pelz-)Dunen (z.B. bei Eiderente, Schnee-Eule u. a. Arten) isolieren besonders gut (Abb. 4A,3). Die Federn selbst zeichnen sich durch eine sehr geringe Wärmeleitfähigkeit aus, die etwa so groß ist wie Luft (Tab. 1).

Tabelle 1 : Verschiedene Wärmedaten verschiedener Materialien im Vergleich. Die spezifische Wärme ist in J/g, die Wärmekapazität in J/g $\times$ $^{\circ}$ C und die Wärmeleitfähigkeit in KJ/m $\times$ h $\times$ $^{\circ}$ C angegeben (Werte in Klammer sind Dimensionen in cal bzw. Kcal).

Material	spez. Wärme	Wärmekapazität	Wärmeleitfähigkeit
Silber	0.234 (0.056)	2.47 (0.59)	4180.0 (1000.0)
Holz	1.129 (0.27)	0.63 (0.15)	1.25 (0.3)
Luft	1.00 (0.24)	0.00100 (0.00024)	0.234 (0.056)
Wasser	4.18 (1.0)	4.18 (1.0)	5.85 (1.4)
Eis	2.09 (0.5)	1.92 (0.46)	25.1 (6.0)
Neuschnee		0.38 (0.09)	1.04 (0.25)
Federn			0.238 (0.057)
Kaninchenfell			0.25 (0.06)
Fettgewebe			1.67 (0.4)
Fleisch			4.6 (1.1)

Federn wachsen normalerweise nicht auf der ganzen Oberfläche eines Vogels, sondern nur auf bestimmten Federfluren (Pterylae). Die federfreien Federraine (Apteria) machen normalerweise die Hälfte der Hautfläche aus. Sie können zur verstärkten Wärmeabgabe durch Konvektion und Konduktion freigelegt werden (s. I.).

Besonders auffällig ist dies z. B. beim Strauß. Aber auch speziell federfreie Hautstellen dienen so der Wärmeabgabe (s. weiter unten).

Andererseits kann durch das Fehlen von Apteria die Isolation wesentlich verbessert werden. Mausvögel (Coliiformes) haben z. B. ein fellartiges Gefieder mit einer sehr guten Isolation. Die Konturfedern wachsen

auf der gesamten Hautoberfläche und sind fellartig aufgespalten, was allerdings auch zu einer sehr schnellen Durchfeuchtung bei Regen führt. Bei Pinguinen (und vielen anderen Tauchvogelarten) finden wir ähnliche Verhältnisse. Hier sind allerdings spezielle Konturfederstrukturen ausgebildet, die das Gefieder wasserdicht machen.

Neben der Struktur hat auch die Zahl der Federn natürlich einen wesentlichen Anteil an der Isolationsfähigkeit des Gefieders.

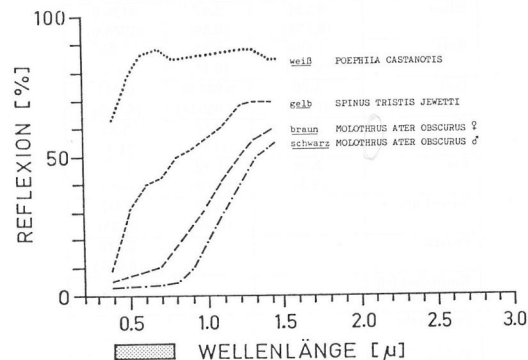


Abb. 5: Reflexion von Licht verschiedener Wellenlänge durch verschiedene Gefiederfarben. P.c. = Zebrafink; S.t. = Goldfink; M.a. = Braunkopf-Kuhstärkling. Nach Daten von Lustick (1970). Punktiert dargestellt ist der Sehbereich der Vögel. Bei Wellenlängen über $1,9\mu$ bestehen kaum mehr Unterschiede in den Reflexionseigenschaften von weißen und dunklen Federn. Zwischen $0,5-1,4\mu$ absorbiert ein schwarzer Vogel aber rund 33% der eingestrahnten Energie, ein weißer dagegen nur rund 16%, wobei vor allem im kurzwelligen Licht absorbiert wird (Heppner 1970). Aus Prinzing (1983).

Tabelle 2: Zahl der Konturfedern (n) bei einigen Wasser- und Landvögeln (jeweils nur einige Individuen untersucht). Daten nach Bezzel & Prinzing (1990) nach zahlreichen Autoren. Unter H/K ist der Prozentsatz der Federn von n an Hals und Kopf angegeben. Die Arten sind nach absteigender Federzahl geordnet. Die Massen geben ca.-Werte an.

Art	Körpermasse (g)	n	H/K
WASSERVÖGEL:			
Zwergschwan (Olor bewickii)	7 000	25 216	80
Spießente (Anas acuta)	1 000	14 914	70
Indianerblässhuhn (Fulica americana)	800	13 913	
Silbermöwe (Larus argentatus)	500	6 544	52
Krickente (Anas crecca)	400	11 450	62
Klapperralle (Rallus longirostris)	300	7 224	
Bindentaucher (Podilymbus podiceps)	140	15 016	53
Wasseramsel (Cinclus cinclus)	59	4 638	30
Wiesenstrandläufer (E. minutillus)	25	4 480	
LANDVÖGEL:			
Weißkopfseeadler (H. leucocephalus)	5 000	7 182	
Streifenkauz (Strix varia)	800	9 206	
Purpurgrackel (Quiscalus quisqualis)	120	2 730	
Kreischeule (Megascops asio)	110	6 458	42
Palmtaube (Streptopelia senegalensis)	100	4 207	22
Blauhäher (Cyanocitta cristata)	100	1 898	
Falkennachtschwalbe (Chordeiles minor)	70	2 265	
Singdrossel (Turdus philomelos)	58	3 303	17
Carolinaspecht (Centurus carolinensis)	50	3 665	
Louisianawürger (Lanius ludovicianus)	50	2 150	
Braunkopfstärkling (Molothus ater)	40	1 622	29
Haussperling (Passer domesticus)	30	1 359	
Stelzenwaldsänger (Seiurus motacilla)	20	1 525	
Kentuckywaldsänger (F. canadensis)	15	1 511	
Helmlockwaldsänger (Dendroica magnolia)	10	1 414	
Satrapgoldhähnchen (Regulus satrapa)	5.5	1 268	
Rubinkehlikolibri (Archilochus colubris)	2.5	940	

In Tab. 2 sind einige Werte aufgelistet. Vor allem Wasservögel zeigen hohe Federzahlen. Wasser ist ein sehr guter Wärmeleiter und hier ist deswegen hoher Wärmeschutz gefordert. Die hochaktiven Kolibris produzieren dagegen im Flug enorm hohe Umsatzraten, die den kleinen Körper schnell überhitzen können. Daher ist bei ihnen eine geringe Federzahl (ohne Dunen) vernünftig, um die Stoffwechselwärme leicht abgeben zu können. In der Nacht fallen diese Vögel in Torpor, so daß kein hoher Wärmeschutz erforderlich ist.

Die Federzahl und auch der Anteil der Dunen nimmt während der kalten Jahreszeit in der Regel sinngemäß zu. Bei Birkenzeisigen bringt allein die dadurch bessere Isolation eine Energieersparnis von 13 bis 17%, und die untere lethale Umgebungstemperatur sinkt von -34°C auf -44°C ab. Bei Haussperlingen in den USA stellte man fest, daß die Zahl der Konturfedern im Winter um 11,5% höher lag als im Sommer. Die in kälteren Regionen überwinternde Mönchsgrasmücke hat im ersten Adultkleid um 21% mehr Federn (die Einzelfeder hat zudem eine um 18% erhöhte Masse) als die in wärmeren Regionen überwinternde Gartengrasmücke.

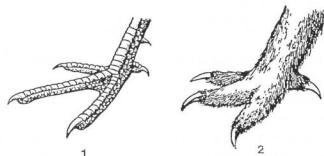


Abb. 3: Unterschiedliche Beinbefiederung als morphologischer "Mechanismus" zur Temperaturregulation bzw. Anpassung: Das arktische Schneehuhn ist bis an die Nägel befiedert: Gute Isolation (und Trittfestigkeit auf Schnee). Der tropische Fasan hat unbefiederte Beine, die hier gut die Wärme ableiten können.

Die Masse des Kleingefieders im Jugendkleid ist dagegen bei beiden Arten gleich groß (s. auch Abb.3). Allerdings gibt es zu dieser Problematik nur sehr wenige Untersuchungen.

Die Federfarbe hat ebenfalls einen Einfluß auf den Wärmehaushalt. Helle Federn reflektieren wesentlich mehr energiereiche Sonnenstrahlung als

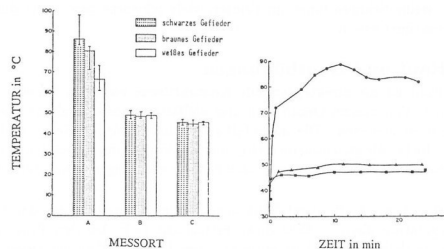


Abb. 6: Helle Federn heizen unter Sonneneinstrahlung weniger stark auf als dunkle. Die linke Abb. zeigt dies am schwarzen Braunnackenhuhn (*Corvus corax ruficollis*), einem mit Wasserstoffperoxid "braun" gemachten Raben und einer weißen Vogelart (Arabisches Wüstenhuhn (*Ammonperdix heyi*)). Trotzdem ist die Isolationsleistung aller drei Farben gleich gut. Dies zeigt sich darin, daß zwar die Gefiedertemperatur (A) sehr unterschiedlich ist, die Temperatur der Hautoberfläche (B) und die Temperatur direkt unter der Haut (C) aber bei allen Gefiederfarben in etwa gleich hoch ist. Die rechte Abb. zeigt die Veränderung der Gefiedertemperatur (Punkte), der Hauttemperatur (Dreiecke) und der Temperatur direkt unter der Haut (Vierecke) unter einer Sonneneinstrahlung von rund $300 \text{ J/cm}^2 \times \text{h}$ und einer Umgebungstemperatur von $+38^{\circ}\text{C}$. Die einfallende Sonnenenergie entspricht hier in diesem Beispiel stündlich 48 KJ pro Vogel, was dem 4-fachen Wert des Ruhestoffwechsels beim Braunnackenhuhn ausmacht. Die Oberflächentemperatur des Federkleides steigt dabei teilweise über 100°C , die Oberfläche der Haut hat dagegen knapp über 46°C . Das zeigt, wie wirkungsvoll das Federkleid den Vogel gegen Überhitzung schützt. Abb. nach Marder (1973).

dunkle (Abb.5+6). Umgekehrt sind dunkle, nicht glänzende Farben sehr gut geeignet, Wärme aufzunehmen. Glänzende können dagegen noch große Wärmemengen reflektieren. Beim Braunnackenhuhn hat man dennoch Temperaturen von knapp 110°C an der Oberfläche der schwarzen, glänzenden Federn gemessen. Dennoch ist bei der Evolution der Färbung der Wärmeeffekt des Gefieders offensichtlich von nachgeordneter Bedeutung gewesen. Signalwirkung und Schutzfunktion hatten hier Vorrang

(vgl. weiße Schneehühner im Winter, viele schwarze bzw. sehr dunkle Wüstenvögel usw.).

4. Haut und Hautbildungen

Die Haut ist die direkte, lebende Kontaktfläche zwischen Umwelt und Körper. Von diesem Organ sind also vielfältige morphologische Anpassungen zu erwarten. Die augenfälligsten sind natürlich Haare und Federn, die für die gleichwarmen Organismen Säuger und Vögel das charakteristische Merkmal darstellen. Den Federn ist ein eigenes Kapitel gewidmet.

Daneben kann die Haut mit zahlreichen anderen Anpassungen der Thermoregulation dienen. Eine dicke Fettschicht (z.B. bei den Pinguinen; siehe spezielles Kapitel) ist ein sehr guter Isolator. Fett hat einen sehr niedrigen Eigenstoffwechsel, so daß dieser Gewebetyp kaum durchblutet werden muß. Er erträgt sehr starke Abkühlung und durch eine sehr hohe Wärmekapazität kann er Wärmeschwankungen sehr wirkungsvoll abpuffern. Die Wärmeleitfähigkeit ist außerdem sehr gering. Alle Eigenschaften prädestinieren Fett zu einer optimalen Barriere und Energieschleuse (in der der Gradient Umwelt Körpertemperatur aufgebaut werden kann) für den Körper. Besonders Vögel unter Kältebelastung "leisten" sich dicke Fettpolster (Pinguine).

Im Kapitel "Federn" wird darauf hingewiesen, daß nicht die ganze Haut mit dieser Epidermisbildung bedeckt ist. Federfreie Stellen können dadurch u. U. der Wärmeabgabe dienen (vergl. Abb. 24/1.). Manche Großvögel (Strauße z.B.) haben sehr große federfreie Hautstellen und Federn ohne Dunen. Sie geraten selten in Situationen, wo sie frieren. Vielmehr ist ihr Problem, überschüssige Hitze abzugeben, da ihr Körpervolumen in bezug auf die Körperoberfläche sehr groß ist.

Wird nur partiell die Abgabe von Wärme durch die Haut gefordert, können spezielle nackte Hautstellen dafür entwickelt werden, die oft noch andere Funktionen, bei der Balz etc., haben können (Abb. 7). Dies können Lappen, Kämme, Halsanhänge, nackte Gesichtsteile u. ä. sein. Sie können unterschiedlich durchblutet werden und dadurch in ihrer Eigentemperatur sehr stark schwanken und bei Bedarf Energie abgeben.

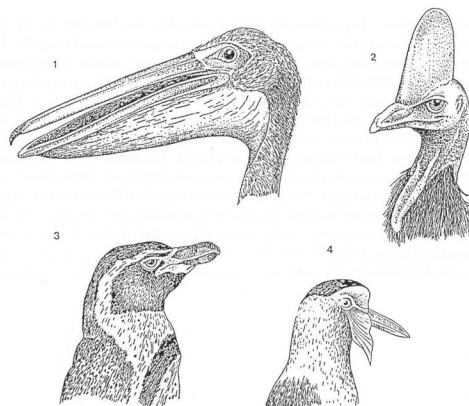


Abb. 7: Nackte Hautstellen im Gesicht verschiedener Vogelarten.

1 Rosapelikan (*Pelecanus onocrotalus*). Der Kehlsack der Pelikane dient nicht nur als Fangsack für Fische, sondern ist, wie bei vielen anderen Vogelarten, auch ein effektives Organ zum Kehlfattern (siehe auch Abb. 25/1.), das der evaporativen Wasserabgabe dient.

2 Australischer Kasuar (*Casuarus casuarus*). Die nackten Hautstellen haben neben thermoregulatorischen Aufgaben vermutlich auch vielfältige Bedeutung bei der Balz. Das gleiche gilt auch für den knöchernen Helmaufsatz auf dem federlosen Kopf, der offenbar auch eine Art Schutzschild gegen die Dornen ist, wenn der Vogel mit vorgestrecktem Kopf durchs Gebüsch rennt.

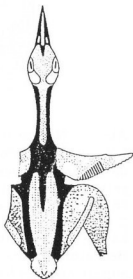
3 Humboldt-Pinguin (*Spheniscus humboldti*). Die nackten Hautstellen am Schnabelgrund dienen mit entsprechenden Hautstellen an den Flügelinnenseiten auch der Wärmeabgabe.

4 Soldatenkiebitz (*Vanellus miles*), Lappenanhänge.

Die Färbung der Haut ist ein wichtiges Element, sofern die Federn die

Haut freilassen. Beim Sonnenbaden wurde dies am Beispiel des Rennkuckucks verdeutlicht. Wäre alle einfallende Sonneneinstrahlung für den Organismus nutzbar, könnte ein 30g schwerer Vogel seinen Energiestoffwechsel zu 200% über die Sonnenstrahlung decken (Einstrahlung ca. 3500 J pro h und cm^2 , Verbrauch ca. 1700 J pro h und cm^2). Beim Menschen würde die gleiche Strahlungsenergie so wirken, als würde die Umgebungstemperatur um 6°C höher sein, als reell existierend. Dabei sind natürlich dunkle Hautfarben im Vorteil. Schwarze Haut absorbiert rund 76% der eingestrahnten Sonnenenergie, während weiße Haut nur 36% absorbiert (Loomis 1967). Dies macht sich der Rennkuckuck (*Geococcyx californianus*) zunutze. Spezielle Hautstellen auf dem Rücken, die dem Sonnenbaden dienen, sind schwarz pigmentiert (Abb. 8), und durch Sonnenbaden kann der Kuckuck bis zu 41% seines Energiebedarfes morgens in der Aufwärmphase durch eingestrahktes Sonnenlicht aufnehmen.

Abb. 8. Durch Melanin dunkel gefärbte Hautstellen (schwarz) bei Erd- bzw. Rennkuckuck (nach Ohmart 1971). Diese Hautstellen sind federlos und werden beim Sonnenbaden den Wärmestrahlen exponiert. Auf diese Weise kann der Kuckuck größerer Mengen Energie "extern" aufnehmen. Die punktierten Stellen geben Federbereiche an.



Neben diesen Faktoren kann natürlich die Hautdurchblutung insgesamt in weiten Bereichen variiert werden. Teilaspekte dieses Mechanismus sind im Kapitel "Wärmetauscher" besprochen. Haut kann zudem jahreszeitlich sehr unterschiedlich dick sein, ebenso die Fettschicht (Abb. 9).

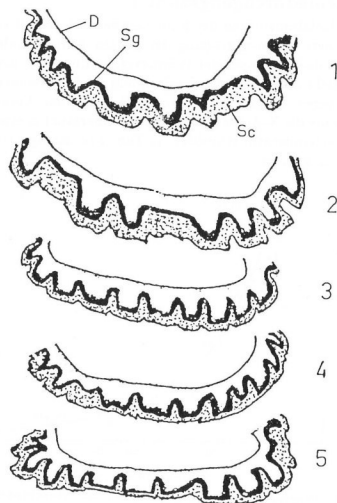


Abb. 9. An den Beinen treten u. U. auch jahreszeitliche Anpassungen an das jeweilige Klima auf (nach Lennerstedt (1975): Bei der Ringeltaube werden z.B. die toten äußeren Hautschichten (*Stratum corneum*) im Winter bis zu dreimal so dick wie im Sommer. Dadurch wird die Distanz zwischen kaltem Substrat und lebendem Gewebe vergrößert, was eine effizientere Isolation gegen tiefe Umgebungstemperaturen bewirkt. Ähnliches wurde auch beim Haussperling und bei Fasanen beobachtet. Daneben kann die Befiederung der Beine unterschiedlich sein (s. Abb. 3). D Dermis; Sg Stratum germinativum; Sc Stratum corneum; 1 Mitte Februar; 2 Mitte März; 3 Ende April; 4 Anfang Mai; 5 Mitte Mai.

5. Wärmedurchgangszahl T_c

Aus den Isolationswerten der Haut und der Federn läßt sich ein Gesamtwert für den Wärmedurchgang der ganzen Körperschale ermitteln. Je kleiner T_c desto geringer der Wärmeverlust durch die Körperoberfläche. Er entspricht normalerweise der Steigung der Regressionsgeraden "Stoffwechsel gegen Umgebungstemperatur" unter der Voraussetzung, daß diese Gerade die X-Achse (Umgebungstemperatur) in etwa bei dem Wert der Körpertemperatur schneidet. In Tab. 3 (s. Anlage) sind entsprechende Werte angeführt.

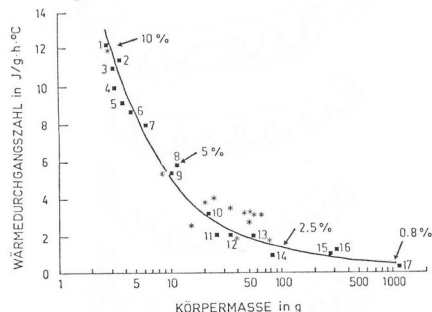


Abb. 10. Wärmedurchgangszahlen (T_c) von verschiedenen Vogelarten in Abhängigkeit zur Körpermasse (nach versch. Autoren). Siehe auch Tab. 3.

1 Sternelfe (Kolibri); 2 Allenkolibri; 3 Costakolibri; 4 Schwarzkinnkolibri; 5 Zimt Kolibri; 6 Annakolibri; 7 Graustrild; 8 Rotrücken-Zaunkönig; 9 Hauszaunkönig; 10 Ortolan; 11 Goldammer; 12 Rotkardinal; 13 Abendkernbeißer; 14 Blauhäher; 15 Amerikanerkrahe; 16/17 Ringelgänse. Die Prozentzahlen (mit Pfeil) geben an, um wieviel Prozent der Grundumsatz beim entsprechenden Vogel gesteigert werden muß, wenn die Umgebungstemperatur um 1°C unterhalb der kritischen Temperatur fällt. Mit Sternen sind einige Säugerwerte zum Vergleich mit eingezeichnet. Sie zeigen, daß ihre Werte mit denen der Vögel mehr oder weniger übereinstimmen.

Abb. 10 zeigt sie im Vergleich zu solchen von einigen Säugtieren.

Aschoff (1981) hat für beide Gruppen die Wärmedurchgangszahl T_c differenziert nach der circadianen Phase ermittelt. Er erhielt dabei folgende Ergebnisse (alle Werte in ml O_2 pro g und h und $^{\circ}\text{C}$; W = Körpermasse in g):

Sperlingsvögel:	Tagwerte	$\log T_c = \log 0.857 - 0.463 \log W$
	Nachtwerte	$\log T_c = \log 0.576 - 0.461 \log W$
Nicht-Sperlingsvögel:	Tagwerte	$\log T_c = \log 0.946 - 0.484 \log W$
	Nachtwerte	$\log T_c = \log 0.947 - 0.583 \log W$
Säugetiere:	Tagwerte	$\log T_c = \log 1.539 - 0.517 \log W$
	Nachtwerte	$\log T_c = \log 1.022 - 0.519 \log W$

Im Mittel liegen die Daten somit in der Aktivitätsphase um rund 50% über denen der Ruhephase. Säuger weisen im Gegensatz zu den Werten der Abb. 10 einen um rund 35% höheren Wert auf. D. h., daß Vögel um diesen Betrag besser isoliert sind. Auch weisen die Sperlingsvögel bessere Isolationswerte als die Nichtsperlingsvögel auf.

Durch Änderungen in der Federstellung, der Hautdurchblutung etc. kann die Wärmedurchgangszahl ganz wesentlich verändert werden. Dies zeigt u.a. Abb. 11.

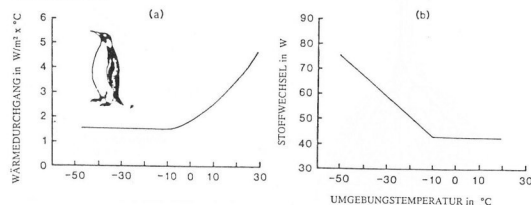


Abb. 11. Änderung der Wärmedurchgangszahl T_c am Beispiel des Kaiserpinguins *Aptenodytes forsteri*. T_c kann durch eine veränderte Durchblutung der Haut aber auch durch eine unterschiedliche Stellung des Gefieders stark verändert werden und so thermoregulatorisch wirksam werden. Unterhalb von -10°C ist der Wärmeverlust beim Pinguin am geringsten. Der Stoffwechsel muß verstärkte Energieanforderungen des Körpers durch eine Erhöhung des Umsatzes ausgleichen (physiologische Thermoregulation). Innerhalb der Thermoneutralzone wird eine Erhöhung der Wärmeabgabe durch eine Erhöhung der Wärmedurchgangszahl erreicht, ohne daß sich der Umsatz ändert (physikalische Thermoregulation). Nach Pinshow et al. (1976).

6. Wärmetauscher-Systeme

Die Körpertemperatur nimmt von innen nach außen hin ab. Peripher kann der Körper u. U. auf knapp über 0°C abkühlen, ohne Schaden zu nehmen. Dies ist nur möglich, wenn zum einen die Organe diese Abkühlung durch entsprechende Anpassungen ertragen, und zum anderen durch spezielle Wärmetauschersysteme, die verhindern, daß ungehindert Wärme nach außen hin abfließt. Dies würde nämlich enorme, unökonomische Energieverluste bewirken. Durch Gegenstrommechanismen wird eine Energierückgewinnung ermöglicht. Man findet solche Systeme prinzipiell überall in der Peripherie. Besonders ausgeprägt sind sie allerdings dort, wo es auf hohe Effizienz ankommt. Hier ist zuerst die Beinregion zu erwähnen. Bei den meisten Vögeln ist sie nur wenig gegen Wärmeverluste geschützt. Sie ist dünn, oft nicht befiedert und muß trotzdem relativ gut durchblutet sein.

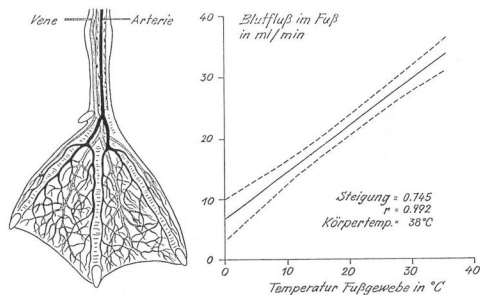


Abb. 12: Regelung der Fußdurchblutung beim Riesensturmvogel (*Macronectes giganteus*) in Abhängigkeit von der Wärmebelastung. Die linke Teilabbildung zeigt, wie zu- und abführende Gefäße ein enges und dichtes Geflecht bilden (vgl. Abb. 13). Die rechte Grafik zeigt, wie der Blutfluß sich mit der Temperatur im Fußgewebe verändert. Je höher die Temperatur, desto mehr Blut fließt ins Fußgewebe und umgekehrt. Die durchgezogene Linie gibt die Korrelation beider Größen an (Regressionsdaten in der Abbildung). Die gestrichelten Linien markieren den Bereich der Standardabweichung. Nach Johansen et al. (1973).

Schema der Blutgefäße an der Körperoberfläche bei Wärme und Kälte.

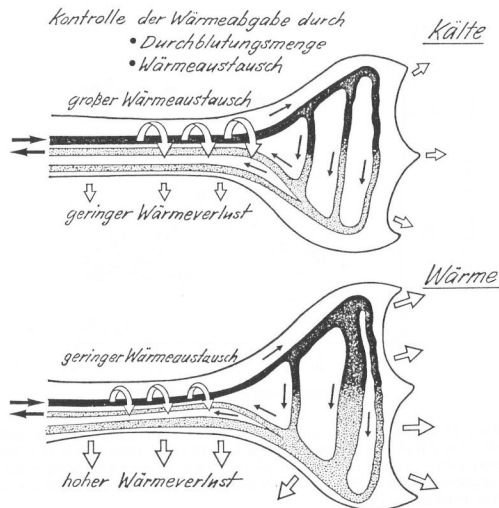


Abb. 13: Schema der Blutgefäße an der Körperoberfläche bei Wärme und Kälte. Bei Kälte sind die ganz außen liegenden (distalen) Kapillargefäße verengt (Vasokonstriktion). Das warme Blut wird größtenteils durch Anastomosen (Kurzschlüsse) wieder in den Körper zurückgeleitet, bevor es in die Peripherie gelangt. Die nach außen führenden Gefäße geben ihre Wärme zudem an ein rückführendes Gefäß ab, das dem zuführenden nahe anliegt. Dadurch wird insgesamt ein geringer Wärmeverlust erreicht. Bei Wärme sind die äußeren Kapillaren weit geöffnet, das zurückfließende Blut wird peripher geführt. Ein hoher Wärmeverlust ist die Folge. Siehe auch Abb. 12.

Durch eng nebeneinander liegende weg- und zuführende Gefäße kann ein Austausch von Wärme nach dem Gegenstromprinzip erfolgen. Dies ist in den Abb. 12, 13 und 14 dargestellt.

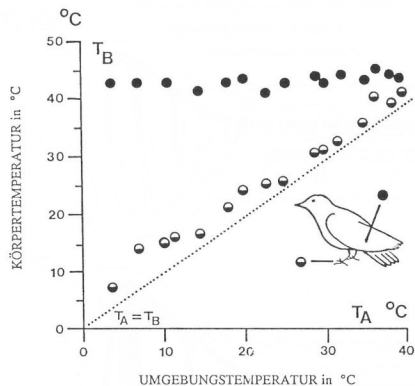


Abb. 14. Bei Kälte sinkt die Fußtemperatur vieler Vögel kontinuierlich ab. Das Abbildungsbeispiel zeigt dies deutlich an einer Dohle (*Corvus monedula*). Gestrichelt ist Umgebungstemperatur=Körpertemperatur dargestellt. T_B = Körpertemperatur; T_A = Umgebungstemperatur. Aus Prinzinger (1976).

Ebenfalls nach dem Gegenstromprinzip funktionieren sogenannte Wundernetze (Rete mirabili), in denen ganze Netzgeflechte von Blutgefäßen parallel miteinander verwoben sind und auf diese Weise Wärme optimal austauschen können. Abb.15 gibt dies am Beispiel des Rete ophthalmicum wieder, wo verhindert wird, daß "kaltes" Blut aus der Nasenregion in das Körperinnere gelangt. In Kapitel 9 (am Beispiel 'Pinguine') ist dies konkret beschrieben. Umgekehrt kann dieses System natürlich auch verhindern, daß bei starker Erhitzung durch starke körperliche Ak-

tivität (Flucht, Flug, etc.) zu "heißes" Blut in die Hirnregion gelangt. Auf diese Weise können Tiere im wahrsten Sinne des Wortes einen "kühlen Kopf" bewahren.

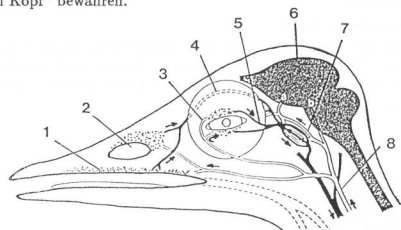


Abb. 15: Das Rete ophthalmicum (7). Lage und Bezug zu Auge (4) und Gehirn (6). (a) markiert die anteriore Blutversorgung des Gehirnes über das Rete und (b) zeigt die posteriore Route über die cerebrale Arteria carotis (8; nicht über das Rete). Die Gehirndurchblutung (und damit dessen Temperatur) kann durch Mischung dieser beiden Ströme reguliert werden. Kühles Blut wird dabei in den gepunkteten Bereichen "erzeugt": der Mundhöhle (1), der Nasenhöhle (2), den Augenlidern und der Cornea. 3 = Palbebralar-Arterie, 4 = Ethmoid-Vene, 5 = Palbebral-Vene. Nach Midtgard (1983).

Weiter oben wurde bereits erwähnt, daß die Beine spezielle Anpassungen an ihre Auskühlfähigkeit besitzen müssen. Diese zeigen sich u.a. an der sehr variablen Durchblutung, die im Verhältnis von 1:600 im Maximum veränderbar ist. Bei starker Hitze kann durch eine Gefäßerweiterung (Vasodilatation) hier Wärme abgegeben werden. Kälte bewirkt eine Gefäßverengung (Vasokonstriktion) mit einer starken Drosselung des Blutflusses. Spezielle Fette, die noch bei rund $+8^{\circ}\text{C}$ flüssig sind, halten das Bein geschmeidig. Das Nervensystem im Fuß zeigt noch bei $+3,9^{\circ}\text{C}$ Aktionspotentiale, während sie im Oberschenkel schon bei $+14^{\circ}\text{C}$ aufhören. Die Leitungsgeschwindigkeit sinkt allerdings von rund 25m/s bei $+40^{\circ}\text{C}$ auf rund 2 m/s bei $+4^{\circ}\text{C}$ ab. Gegenstromsysteme sind im Tierreich nicht nur im Dienste der Thermoregulation tätig, sondern vielfältig eingesetzt, wenn es um maximale Austauschraten von Stoffen oder Energien geht.

7. Klimaregeln

Die Bergmann'sche Regel

Die *Bergmann'sche Regel* ist eine der sog. Klimaregeln, benannt nach dem deutschen Physiologen Carl Bergmann¹. Danach sind innerhalb einer Art die Individuen von Populationen aus kalten Gebieten größer als in warmen.

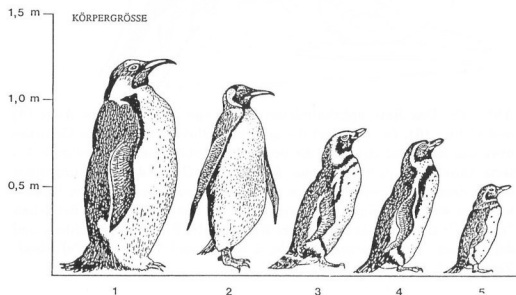


Abb. 16: Die Bergmann'sche Regel am (interspezifischen) Beispiel von Pinguinen aus verschiedenen Verbreitungsregionen.

1 Kaiserpinguin (Antarktis); 2 Königspinguin (Subantarktis); 3 Magellanpinguin (pazifische und atlantische Küste von Südamerika); 4 Humboldtpinguin (Humboldtstrom westlich von Südamerika); 5 Galapagospinguin (Galapagos).

Je kälter der Lebensraum (in diesem Beispiel "je südlicher") desto größer ist der Pinguinvertreter (zwischen 3 und 4 beträgt der Unterschied allerdings nur 1 cm). Die (umstrittene) Regel gilt streng genommen nur intraspezifisch bzw. bei sehr nah verwandten Formen, also für polytypische Arten (vgl. Text!). Siehe Abb. 17.

¹C. Bergmann, geb. 18.5.1814 in Göttingen, gest. 30.4.1865 in Genf, arbeitete über den Wärmehaushalt und Blutkreisläufe der Tiere. Von ihm stammen die Begriffe homoiotherm ("gleichwarm") und poikilotherm ("wechselwarm").

Bergmann (1847) erklärte dies mit den unterschiedlichen Verhältnissen zwischen der Oberfläche und dem Volumen bei kleinen bzw. großen Körpern. Ein großer Körper verliert über seine in bezug zum Volumen relativ geringere Oberfläche weniger Energie als ein kleinerer (zur mathematischen Beziehung zwischen Oberfläche und Volumen siehe Tab. 3). Entsprechend sind nördlich verbreitete Populationen mancher Säugetiere (z.B. Hirsch, Wildschwein u.a.) und Vögel (z.B. Uhu, Gimpel, Kolkrabe, Mehlschwalbe etc.) größer als südliche (jenseits des Äquators natürlich umgekehrt).

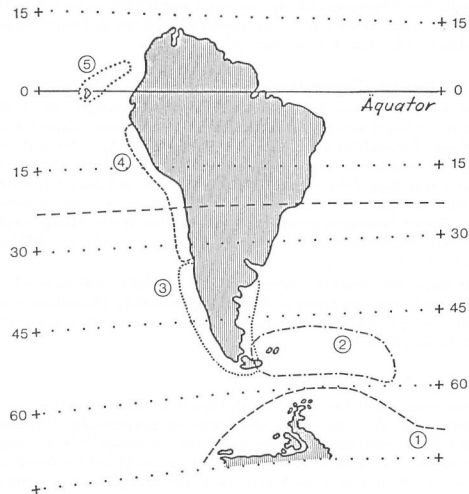


Abb. 17. Vorkommen der verschiedenen Pinguinarten von Abb. 16. Die Zahlen entsprechen dieser Abb.

In Abb. 16 und 17 ist die Bergmann'sche Regel am Beispiel einer interspezifischen Größenzunahme bei Pinguinen in Richtung Südpol angegeben. Bei der Amsel *Turdus merula* - um ein konkretes intraspezifisches Beispiel zu nennen - sind die fennoskandischen Individuen im Vergleich zu mitteleuropäischen um rund 10-20% schwerer (80-90g gegenüber rund 100g). Bergmann gibt in seiner Arbeit (1847) zahlreiche weitere und sehr eindrucksvolle Beispiele.

Da alle Organismen vielfältigen Umweltbedingungen genügen müssen, werden infolge eventuell gegenläufiger Anpassungserscheinungen solche regelhaften Phänomene häufig überlagert und folglich unkenntlich. Dies gilt z.B. auch für die mit der Bergmann'schen Regel in Zusammenhang stehende Allen'sche Proportionsregel.

Die Allen'sche Proportionsregel und weitere Klimaregeln

Die Allen'sche Proportionsregel ist eine weitere Klimaregel. Sie ist allerdings für Vögel weniger charakteristisch. Danach sind Körperanhänge (Ohren, Extremitäten, Schwanz) bei Tieren einer Art oder bei Arten eines Verwandtschaftskreises in kälteren Klimaten relativ kleiner. Die Hesse'sche Regel (Herz-Gewichts-Regel) sagt aus, daß das relative Herzgewicht bei Tieren in kälteren Klimaten größer ist. Für den Haussperling *Passer domesticus* gelten dabei z.B. folgende Werte: Herzgewicht in Promille der Körpermasse: Leningrad 15.7, Hamburg 14.0 und Tübingen 13.1.

Die Gloger'sche Regel (Färbungsregel) sagt aus, daß feucht-warmes Klima die Ausbildung von braun-schwarzer Pigmentierung (Eumelanine) und kühl-trockenes Klima die Ausbildung von gelb-braunen Pigmenten (Phaeomelanine) fördert.

8. Die Nestisolation

Wenn man so will, kann das Nest als künstliche Isolierschicht verstanden werden, die über das Niveau der normalen Körperschale hinausgeht. Über die Isolierfähigkeit von Nestern gibt es nur wenige Untersuchungen. Daten von Palmgren & Palmgren (1939) sind nicht auf die Nestfläche, sondern auf die Fläche des brütenden Vogels bezogen und so kaum aber selbst verwertbar. Allein die relativen Größen können miteinander verglichen werden. Danach nimmt die Isolationsfähigkeit in der folgenden Reihung zu (lateinische Namen wie in Originalarbeit):

Klappergrasmücke	<i>Sylvia curruca</i>
Dorngrasmücke	<i>Sylvia communis</i>
Mönchsgrasmücke	<i>Sylvia atricapilla</i>
Gartengrasmücke	<i>Sylvia borin</i>
Schilfrohrsänger	<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>
Hänfling	<i>Carduelis cannabina</i>
Karmingimpel	<i>Carpodacus erythrinus</i>
Gelbspötter	<i>Hippolais icterina</i>
Buchfink	<i>Fringilla coelebs</i>
Bergfink	<i>Fringilla montifringilla</i>
Goldammer	<i>Emberiza citrinella</i>
Fichtenkreuzschnabel	<i>Loxia curvirostra</i>
Neuntöter	<i>Lanius collurio</i>
Grünfink	<i>Chloris chloris</i>

Die Isolationsfähigkeit ist dabei beim Grünfink etwa doppelt so gut wie bei der Klappergrasmücke.

Wir haben inzwischen ein Gerät entwickelt, mit dem sich die Isolationsfähigkeit sowie die Wärmedurchgangszahl T_C direkt bestimmen läßt. In der folgenden Tab. 4 sind die bisher ermittelten Werte aufgeführt.

9. Der Pinguin als Fallbeispiel

Die am höchsten spezialisierten Wasservögel, die Pinguine, sind mit 17 Arten nur auf der Südhalbkugel beheimatet. Sie sind besonders dazu geeignet, als Fallbeispiel für morphologische Anpassungsformen im Bereich der Thermoregulation zu dienen. Vor allem Mechanismen zum Schutz vor Wärmeverlusten sind in dieser Vögelordnung natürlich besonders gut entwickelt: Sie brüten z. T. wochenlang ohne Nahrungsaufnahme in ewigem Eis und können mehrere Monate hintereinander im Wasser verbringen, das 40°C unter ihrer eigenen Körpertemperatur liegt (ein Mensch hält es unter diesen Bedingungen nur 10-15 Minuten aus und stirbt dann an Unterkühlung). Pinguine überleben ohne Schwierigkeiten Schneestürme von bis zu 40 m/s bei Umgebungstemperaturen bis -35°C. Das entspricht einem Wärmeeintzug des Körpers wie bei einer ruhenden Luftschicht bei -180°C.

Schon die Größe der Pinguine ist eine sinnvolle Anpassung (s. auch Kap. 7, "Bergmann'sche Regel"). Sehr kleine Formen fehlen. Pinguine sind

für Vögel ziemlich groß und massig. Die Körperlänge reicht von 40-120 cm; die Körpermasse von 1-30 kg (fossile Formen bis 120 kg). Auf diese Weise haben sie ein noch relativ günstiges Verhältnis von Körperoberfläche zu Körpervolumen. Dies wird noch dadurch unterstützt, daß der Körper recht gleichmäßig tonnenförmig gebaut ist, wodurch das relative Oberflächen-Volumen-Verhältnis nochmals verbessert wird (eine Kugel hätte die günstigste Form, ist allerdings funktionsmorphologisch unrealistisch (vgl.Tab.7/1.).

Die Federn sind über den ganzen Körper gleichmäßig verteilt. Apterien fehlen also und die Federn sind extrem dicht gepackt. Die Anzahl der Federn geht dadurch weit über die bei anderen Vogelgruppen hinaus. Beim Kaiserpinguin hat man allein auf dem Flügel 38 Reihen schuppenförmiger Federn gezählt, die sich vom vorderen zum hinteren Flügelrand ziehen. Daraus ergeben sich nur für die Rückenfläche des Unterarmes etwa 3800 Federn. Beim Eselspinguin zählte man auf einer Fläche von 25x25 mm auf dem Rücken 300 Federn.

Die Federn sind untereinander sehr einheitlich gebaut: Sie sind etwa 2 bis 4 cm lang, jede ist ein wenig gekrümmt und trägt am Grund einen sehr umfangreichen Dunenteil, der vom Afterschaft gebildet wird. Die Spitzen der einzelnen Federn überschneiden sich schuppenförmig wie Dachziegel und geben so eine wasserdichte Schale ab. Der Dunenteil bildet ein ebenfalls wasserundurchlässiges Unterkleid; und auf diese Weise bleibt eine Luftschicht unmittelbar am Körper gefangen und Wärmeverluste können minimiert werden. Als Nachteil dieses dicken und festen Gefieders können die Pinguine ihre Federn nur ein wenig sträuben. Dagegen wirkt sich als Positivum aus, daß es gegen Angriffe des Windes selbst bei Stürmen von sechzig und mehr Kilometer pro Stunde widerstandsfähig bleibt und seine glatte Oberfläche bewahrt. "Tropische Pinguine" haben ein viel dünneres Gefieder als die polaren Arten.

Die Dichte des Federkleides bei den Pinguinen würde aber allein nicht ausreichen, um die Wärmeverluste ausreichend gering zu halten. Seine Wärme wird vor allem bewahrt durch eine dicke Schicht Fett in der Unterhaut, die 1 bis mehrere Zentimeter dick sein kann. Beim brütenden Kaiserpinguin kann die Menge bis zu einem Drittel der Körpermasse ausmachen. Daher haben die Pinguine auch ihren Namen erhalten. Das Wort Pinguin kommt von der französischen Bezeichnung "pingouin" (abgeleitet vom lateinischen "pinguis" = fett). Früher galt diese Bezeichnung für den bei Neufundland von Seefahrern früherer Jahrhunderte als

Tabelle 4 : Wärmedurchgangszahlen T_C und Isolationswerte I bei verschiedenen Vogelarten nach unveröffentlichten Daten von Prinzing. Alle Werte in $J/cm^2 \times h \times ^\circ C$. Von der Gartengrasmücke wurden Tiefland- (T) und Gebirgsnester (H) zusammen mit Michael Widmer, Universität Bern, bestimmt. Es handelt sich um vorläufige Daten.

Vogelart	Anzahl Nester	T_C	I
Amsel	9	0.70	4.35
<i>Turdus merula</i>			
Mönchsgrasmücke	2	3.7/4.5	2.9/3.7
<i>Sylvia atricapilla</i>			
Gartengrasmücke (H)	4	2.9	2.47
<i>Sylvia borin</i> (T)	3	3.6	1.81
Sumpfrohrsänger	1	4.6	5.6
<i>Acrocephalus palustris</i>			
Grünfink	2	3.3/4.0	4.1/3.4
<i>Carduelis chloris</i>			
Hausrotschwanz	1	3.0	4.4
<i>Phoenicurus ochruros</i>			
Girлитz	2	2.7/3.8	6.4/4.7
<i>Serinus serinus</i>			
Distelfink	1	5.9	4.3
<i>Carduelis carduelis</i>			

Fett- und Fleischproviand in großer Zahl gefangen und dadurch ausgerotteten flugunfähigen Riesenalk. Der Name wurde dann auf die Pinguine der Südhalbkugel übertragen. Die äußere Erscheinung des Riesenalks war tatsächlich der eines mittelgroßen Pinguins (Eselspinguin) sehr ähnlich und auch die Sache mit dem Fett traf zu.

Neben dem Gefieder ist vor allem das dicke Unterhautfett an der guten Isolierung der Pinguine beteiligt. Fett leitet Wärme sehr schlecht (s. Tab. 1), hat eine hohe Wärmekapazität und kann ohne Schäden sehr tiefe Temperaturen vertragen und mit einer sehr geringen Stoffwechselrate und damit Durchblutung auskommen.

Alle diese Punkte - neben der Eigenschaft als Energiespeicher - prädestinieren Fett als idealen Isolierungsstoff. Aus diesem Grunde ist es nicht verwunderlich, daß der Wärmeverlust durch die Körperoberfläche - engl. "thermal conductance" - bei den Pinguinen den geringsten Wert aller Vögel neben dem Schneehuhn aufweist (vgl. Tab.3).

Die ausgeatmete Luft enthält bei normaler Körpertemperatur durch das verdampfte Wasser große Energiemengen, die dem Tier verloren gehen. Bei Adelle-Pinguinen wären das pro Tag rund 10% des Gesamtenergieumsatzes (ca. 450 KJ pro Tier mit 5 kg Masse). Deshalb bestand ein hoher evolutiver Druck, diese Energie einzusparen. Durch Wärmeaustauscher in der Nase wird aktiv die Ausatemluft bei einer Umgebungstemperatur von 5°C auf eine Temperatur von 9°C abgekühlt. Der Blutfluß in der Mukosa der Schleimhaut wird dazu durch α -adrenerge Mechanismen gesteuert und entsprechend von Gegenstromprinzipien abgekühlt (s. auch Wundernetze, Rete ophthalmicum, Regelung der Fußdurchblutung; Abb. 12-14). Auf diese Weise wird der ausgeatmeten Luft 82% des Wassers und 83% der Energie wieder entzogen und so dem Körper gespart.

Dazu ist der Nasenraum der Pinguine so gebaut, daß eine sehr große innere Oberfläche entsteht, bei der jedes Luftteilchen höchstens 0,5 mm von der Schleimhaut entfernt ist. Die kühle und trockene Luft erwärmt sich beim Einatmen, wenn sie über die warmen und feuchten Schleimhäute streicht. Dabei kühlt sich die Schleimhaut stark ab, da ihr Wärme in Form von Konvektionswärme und Verdunstungswärme entzogen wird. Beim Ausatmen wird die warme und feuchte Luft über die kühlen Schleimhäute wieder nach außen geführt und gibt nun ihre Wärme wieder an die Schleimhaut ab. Beim Abkühlen der Luft kondensiert das Atemwasser aus und verbleibt dadurch im Körper. Bei der Kondensation wird weitere

Wärme frei. Praktisch identisch verlaufen entsprechende Mechanismen im übrigen bei Säugern.

Die Körperisolation und die sonstigen energiesparenden Mechanismen der Pinguine sind also sehr gut entwickelt. Gleichzeitig können wir jedoch auch feststellen, daß ihr Energieumsatz als physiologische Anpassung um rund 27% erhöht ist. Als ethologischer Mechanismus sei an dieser Stelle noch erwähnt, daß die Pinguine im Wasser, wo der Wärmeverlust um ein zifaches höher ist als an Land (s. Tab.1) eine erhöhte Aktivität zeigen (geradezu hektisch schwimmen), um mehr Wärmeenergie zu produzieren. An Land kommen sie dagegen bei stärkerer Aktivität, starker Sonneneinstrahlung und/oder hohen Umgebungstemperaturen entsprechend ihrer Kälteanpassung schnell in Hitze probleme. Auch ein Pinguin muß also Mechanismen besitzen, um unter diesen Umständen Wärme abgeben zu können.

Unter Wärmebelastung kann durch Zusammendrücken der Luftschicht im Gefieder der Wärmedurchgang wesentlich erhöht werden (s. Abb. 11). Beim Kaiserpinguin bei einer Umgebungstemperatur von ca. 0°C bis 30°C um rund das Dreifache. Gleichzeitig ist in diesem Bereich der Stoffwechsel am niedrigsten (Thermoneutralzone). Das wird auch dadurch erreicht, daß die Fettschicht peripher stärker durchblutet und damit Wärme nach außen transportiert wird. Auch das ist eine Kombination von physiologischen und morphologischen Mechanismen. Pinguine verfügen aber auch über andere fakultativ gut durchblutbare Oberflächen, über die Wärme abgegeben werden kann. Dazu gehören z. B. die innere Oberfläche der Flügel, die (Oberfläche der) Füße und u. U. der Brutfleck. Bei starker Wärmebelastung wedeln Pinguine, wie z.B. der Strauß mit den Flügeln, aber auch Wale und Robben mit den Flossen und fächeln sich so Kühlung zu. Dieses Verhalten sieht dann zwar so aus, als schlage der Vogel wie ein Mensch bei Kälte die Arme um den Leib, gemeint ist allerdings gerade der gegenteilige Effekt. Die tropischen Arten, besonders der Humboldtpinguin, haben zudem eine sehr spärliche Befiederung und sogar kahle Flecken im Gesicht, die notfalls der Kühlung dienen (Abb. 7). Daneben können Pinguine effektiv hecheln. Alle diese Eigenschaften und Verhaltensweisen würde man wohl kaum bei einem polaren Vogel vermuten.

10. Literaturverzeichnis

Vorbemerkung: Es wurde darauf verzichtet, jede einzelne Aussage mit dem dazugehörigen Zitat zu belegen, da dadurch der Text schwer lesbar und zudem stark aufgebläht würde. Im folgenden Verzeichnis sind aber alle wichtigen Arbeiten aufgeführt. Falls dennoch irgendwelche Arbeiten verminkt werden sollten, sind diese meist in zusammenfassenden Artikeln enthalten und/oder wer-den/wurden in der nächsten bzw. vorangehenden Folge der Dar-stellung aufgeführt.

- * **Aschoff, J. (1981):** Thermal conductance in mammals and birds: its dependence on body size and circadian phase. - *Comp. Biochem. Physiol.* 69A: 611-619. * **Bartholomew, G.A., C.H. Trost (1970):** Temperature regulation in the speckled mousebird, *Colinus striatus*. - *Condor* 72: 141-146. * **Bartholomew, G.A., C.M. Vleck & Th.L. Bucher (1983):** Energy metabolism and nocturnal hypothermia in two tropical passerine frugivores, *Manacus vittatus* and *Pipra mentalis*. - *Physiol. Zool.* 56: 370-379. * **Bech, C., S. Martini, R. Brent & J. Rasmussen (1984):** Thermoregulation in newly hatched Black-legged Kittiwakes. - *Condor* 86: 339-341. * **Benedict, F.G. (1934):** Die Oberflächenbestimmung verschiedener Tiergattungen. - *Ergeb. Physiol.* 36: 300-346. * **Bergmann, C. (1847):** Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse. - Göttinger Studien Teil I/Kap. VIII: 595-701. * **Bertsch, A. (1977):** In Trockenheit und Kälte. Anpassung an extreme Lebensbedingungen. - *Dynamische Biologie* Bd. 6, Ravensburger. * **Birkbeck, R.C. (1966):** Heat Transfer in biological systems. *Int. Rev. Gen. Exp. Zool.* 2: 269-344. * **Brafield, A.E. & M.J. Llewellyn (1982):** Animal Energetics. - Blackie, Glasgow, London. * **Brodkorb, P. (1949):** The number of feathers in some birds. - *Quart. J. Fla. Acad. Sci.* 12: 241-245. * **Brush, A.H. (1965):** Energetics, temperature regulation and circulation in resting, active and defeathered California quail, *Lophortyx californicus*. - *Comp. Biochem. Physiol.* 15: 399-421. * **Bucher Th.L. (1985):** Ventilation and oxygen consumption in Amazona tridactylus. - *Comp. Physiol.* 155B: 269-276. * **Bucher, Th.L. (1981):** Oxygen consumption, ventilation and respiratory heat loss in a parrot, *Boobyhynchus lineola*, in relation to ambient temperature. - *J. Comp. Physiol.* 142: 479-488. * **Cade, T.J., C.A. Tobin & A. Gold (1965):** Water economy and metabolism of two estrildine finches. - *Physiol. Zool.* 38: 9-33. * **Calder, W.A. & K. Schmidt-Nielsen (1967):** Temperature regulation and evaporation in the pigeon and the roadrunner. - *Am. J. Physiol.* 213: 883-889. * **Calder, W.A. (1964):** Gaseous metabolism and water relations of the zebra finch, *Taeniopygia castanotis*. *Physiol. Zool.* 37: 400-413. * **Carpenter, F.L. (1976):** Ecology and evolution of an andean hummingbird (*Oreotrochilus bicheni*). - *Univ. Calif. Publ. Zool.* 106: 1-74. * **Clench, M.H. (1970):** Variability on body pterylosis, with special reference to the genus *Passer*. - *Auk* 87: 650-691. * **Coulombe, H.N. (1970):** Physiological and physical aspects of temperature regulation in the burrowing owl *Speotyto cunicularia*. - *Comp. Biochem. Physiol.* 35: 307-337. * **Crawford, E.C. & R.C. Lasiewski (1968):** Oxygen consumption and respiratory evaporation of the emu and rhea. - *Condor* 70: 333-339. * **Dawson, W.R. & A.F. Bennett (1973):** Roles of metabolic level and temperature regulation in the adjustment of Western Puffed Pigeons (*Lophophaps ferruginea*) to desert conditions. - *Comp. Biochem. Physiol.* 44A: 249-266. * **Dawson, W.R. & A.F. Bennett (1980):** Metabolism and thermoregulation in Hatched Western Gulls. - *Condor* 82: 103-105. * **Dawson, W.R. & C.D. Fisher (1969):** Responses to temperature by the spotted nightjar (*Eurostopodus guttatus*). - *Condor* 71: 49-53. * **Dawson, W.R. & H.B. Tordoff (1959):** Relation of oxygen consumption to temperature in the evening grosbeak. - *Condor* 61: 388-396. * **Dawson, W.R. & H.B. Tordoff (1964):** Relation of oxygen consumption to temperature in the red and white-winged crossbills. - *Auk* 81: 26-35. * **Dawson, W.R. (1954):** Temperature regulation and water requirements of the brown and Abort Towhees, *Pipilo fuscus* and *Pipilo aberti*. - *Univ. Calif. Publ. Zool.* 59: 81-124. * **Dawson, W.R. (1958):** Relation of oxygen consumption and evaporative water loss to temperature in the cardinal. - *Physiol. Zool.* 31: 37-48.

- * **Dawson, W.R., R.L. Marsh, W.A. Buttemer & C. Carey (1983):** Seasonal and geographic variation of cold resistance in house finches *Carpodacus mexicanus*. - *Physiol. Zool.* 56: 353-369. * **Dmit'el, R. & D. Tel-Tzur (1985):** Heat balance of two starling species (*Sturnus vulgaris* and *Oncophanus tristrami*) from temperate and desert habits. - *J. Comp. Physiol.* 155B: 395-402. * **Drent, R.H. & B. Stonehouse (1971):** Thermoregulatory responses of the Peruvian Penguin, *Spheniscus humboldti*. - *Comp. Biochem. Physiol.* 40A: 689-710. * **Enger, P.S. (1957):** Heat regulation and metabolism in some tropical mammals and birds. - *Acta physiol. scand.* 40: 161-166. * **Farner, D.S. (1958):** Incubation and body temperatures in the yellow-eyed penguin. - *Auk* 75: 249-262. * **Feuerbacher, I. (1981):** Der Einfluß von Testosteron auf die Regulation der Körpertemperatur und des Energiestoffwechsels bei der Wachtel (*Coturnix coturnix japonica*). - *Diss. Univ. Tübingen*. * **Goldsmith, R. & W.J.L. Sladen (1961):** Temperature regulation of some Antarctic penguins. - *J. Physiol.* 157: 251-262. * **Hadley, N.F., Hrsg. (1975):** Environmental Physiology of Desert Organisms. - Dowden, Hutchinson, London. * **Heinemann III, W.W. (1988):** Energetics and Spread-winged Behavior in Anhingas and Double-crested Cormorants: The Risks of Generalization. - *Amer. Zool.* 28: 845-851. * **Heppner, F.H. (1967):** Bird Feather and Radiation. - *Science* 164: 202. * **Heppner, F.H. (1970):** The metabolic significance of differential absorption of radiant energy by black and white birds. - *Condor* 72: 50-59. * **Herreid, C.F. & B. Kessel (1967):** Thermal conductance in birds and mammals. - *Comp. Biochem. Physiol.* 21: 405-414. * **Hildwein, G. (1972):** Métabolisme énergétique de quelques mammifères et oiseaux de la forêt équatoriale. II. Résultats expérimentaux et discussion. - *Arch. Sci. Physiol.* 26: 387-400. * **Hudson, J.W. & A.H. Brush (1964):** A comparative study of the cardiac and metabolic performance of the dove, *Zenaidura macroura*, and the quail, *Lophortyx californicus*. - *Comp. Biochem. Physiol.* 12: 157-170. * **Hudson, J.W. & S.L. Kimzey (1967):** Temperature regulation and metabolic rhythms in populations of the house sparrow, *Passer domesticus*. - *Comp. Biochem. Physiol.* 17: 203-217. * **Hüppop, O. (1987):** Der Einfluß von Wachstum, Thermoregulation und Verhalten auf den Energiehaushalt der Silbermöwe (*Larus argentatus* Temminck, 1765). - *Diss. Univ. Hamburg*. * **Irving, L. (1972):** Arctic Life of Birds and Mammals, including Man. - Springer (Zoophysiol. Bd. 2). * **Irving, L., H. Krog & M. Monson (1955):** The metabolism of some Alaskan animals in winter and summer. - *Physiol. Zool.* 28: 173-185. * **Johansen, K. & R.W. Millard (1973):** Vascular responses to temperature in the foot of the giant fulmar, *Macronectes giganteus*. - *J. comp. Physiol.* 85: 47-65. * **Kardeschew, N. (1960):** Die Alkenvögel des Nordatlantik. - NBB 257. Wittenberg-Lutherstadt. * **Kentagish, S.C. (1970):** Energy requirements for existence in relation to size of bird. - *Condor* 72: 60-65. * **King, J. & D. Farner (1964):** Terrestrial animals in humid heat. - *NBB 255. Handbook of Physiology, Section 4, Adaptations to the Environment (D.B. Dill, Hrsg.), pp. 603-624. - Am. Physiol. Soc., Washington.* * **King, J.R. (1964):** Oxygen consumption and body temperature in relation to ambient temperature in the white-crowned sparrow. - *Comp. Biochem. Physiol.* 12: 13-24. * **Krumbiegel, I. (1960):** Steppen- und Wüstenlebewesen. - NBB 252. Wittenberg. * **Lasiewski, R.C. & W.R. Dawson (1964):** Physiological responses to temperature in the Common Nighthawk. - *Condor* 66: 477-490. * **Lasiewski, R.C. & W.R. Dawson (1967):** A reexamination of the relation between standard metabolic rate and body weight in blackbirds. - *Physiol. Zool.* 40: 69-123. * **Lasiewski, R.C. (1963):** Oxygen consumption of rorid, resting, active, and flying hummingbirds. - *Physiol. Zool.* 36: 122-140. * **Lasiewski, R.C. (1964):** Body temperatures, heart and breathing rate, and evaporative water loss in hummingbirds. - *Physiol. Zool.* 37: 212-223. * **Lasiewski, R.C., H. Hubbard & W.R. Moberly (1964):** Energetic relationships of a very small passerine bird. - *Condor* 66: 212-220. * **Lasiewski, R.C., W.W. Weathers & M.H. Bernstein (1967):** Physiological responses of the giant hummingbird, *Patagona gigas*. - *Comp. Biochem. Physiol.* 23: 797-813. * **Leitgeb, M. (1989):** Strahlen, Wellen, Felder, Ursachen und Auswirkungen auf Umwelt und Gesundheit. - DTV-Verlag, Thieme, Stuttgart, N.Y. * **Lennerstedt, I. (1975):** Seasonal variation in foot papillae of Wood Pigeon, Pheasant and House Sparrow. - *Comp. Biochem. Physiol.* 51A: 511-520. * **Loomis, W.F. (1967):** Skin-Pigment Regulation of Vitamin-D-Biosynthesis in Man. - *Science* 157: 501-506. * **Lustick, S. (1971):** Plumage color and energetics. - *Condor* 73: 121-122. * **MacMillan, R.E. & C.H. Trost (1967):** Thermoregulation and water loss in the Inca dove. - *Comp. Biochem. Physiol.* 20: 263-273. * **Maloiy, G.M.O., Hrsg. (1972):** Comparative Physiology of desert Animals. - Academic Press, London. * **Marks, M.B. (1963):** The number of feathers in the Laughing Dove *Streptopelia senegalensis* (Linnaeus). - *Ostrich* 34: 92-94. * **McNab, B.K. (1966):** An analysis of the body temperature of birds. - *Condor* 68: 47-55. * **Midgud, U. (1983):** Scaling of the brain and the eye cooling system in birds: a morphometric analysis of the rete ophthalmicum. - *J. exp. Zool.* 225: 197-207. * **Misch,**

M.S. (1960): Heat regulation in the northern blue jay, *Cyanocitta cristata* bromia, Oberholser. - *Physiol. Zool.* 33: 252-259. * **Mitchell, H.H., L.E. Card & T.S. Hamilton** (1926): The growth of white Plymouth Rock chickens. - *Univ. Ill. Agric. Expt. Stn. Bull.* 278: 71-132. * **Mitchell, H.H., L.E. Card & T.S. Hamilton** (1931): A technical study of the growth of white leghorn chickens. - *Univ. Ill. Agric. Expt. Stn. Bull.* 367: 81-139. * **Mugaas, J.N. & J.R. Templeton** (1970): Thermoregulation in the red-breasted nuthatch (*Sitta canadensis*). - *Condor* 72: 125-132. * **Murrieb, D.E.** (1970): Responses to temperature in the Dipper, *Cinclus mexicanus*. - *Comp. Biochem. Physiol.* 34: 859-869. * **Owen, R.B.** (1969): Heart rate, a measure of metabolism in blue-winged teal. - *Comp. Biochem. Physiol.* 31: 431-436. * **Palmgren, M. & P. Palmgren** (1939): Über die Wärmeisoliervorgänge verschiedener Kleinvogelneester. - *Ornis Fennica* 16: 1-6. * **Paynter, R.A.** (1974): Avian Energetics. - Publ. Nutt. Orn. Cl. 15, Cambridge, Mass. * **Phillips, J.G., P.J. Butler & P.J. Sharp** (1985): Physiological strategies in avian biology. - Blackie & Son, Glasgow. * **R.M.A. Fedak, D.R. Battles & K. Schmidt-Nielsen** (1976): Energy expenditure for thermoregulation and locomotion in emperor penguins. - *Am. J. Physiol.* 231: 903-912. * **Prinzinger, R. & K. Hund** (1975): Untersuchungen über Körpertemperatur und Stoffwechsel beim Fichtenkreuzschnabel *Loxia c. curvirostra*. - *Anz. Orn. Ges.* 14: 70-78. * **Prinzinger, R. & R. Roth** (1987): Energieumsatz, Körpertemperatur und Atmung beim Blaunackenmausvogel *Urocolius macrourus*. *Verh. Zool. Ges.* 80: 288-289. * **Prinzinger, R. & R.E. Reinertsen** (1991): Adaptations to extreme environments. - *Proc. XX. Int. Congr. Christchurch, N.Z.* p. 1. * **Prinzinger, R.** (1976): Temperatur- und Stoffwechselsregulation der Dohle *Corvus monedula*, L., Rabenkrähe *Corvus corone corone*, L. und Elster *Pica pica*, L.; Corvidae. - *Anz. Orn. Ges.* 15: 1-47. * **Prinzinger, R.** (1988): Energy metabolism, body-temperature and breathing parameters in nontropical blue-naped mousebirds *Urocolius macrourus*. - *J. Comp. Physiol.* 157B: 801-806. * **Prinzinger, R., I. Lübben & K.-L. Schuchmann** (1989): Energy metabolism and body temperature in 13 sunbird species (Nectarinidae). - *Comp. Biochem. Physiol.* 92A: 393-402. * **Prinzinger, R., I. Lübben & S. Jackel** (1986): Vergleichende Untersuchungen zum Energiestoffwechsel bei Kolibris und Nektarvögeln. - *J. Orn.* 127: 303-313. * **Prinzinger, R., R. Göppel & E. Kulzer** (1981): Body temperature and metabolism in the red-backed Mousebird (*Colius castanotus*) during fasting and torpor. - *Comp. Biochem. Physiol.* 69A: 689-692. * **Reichholf-Riehm, H.** (1975): Kontaktschleifen bei der Beutelmäuse. - *Anz. Orn. Ges. Bayern* 14/2: 208-209. * **Reinertsen, R.E. & S. Haftorn** (1983): Nocturnal Hypothermia and Metabolism in the Willow Tit *Parus montanus* at 63°C. - *J. Comp. Physiol.* 151: 109-118. * **Rintamäki, H., S. Saarela, A. Marjakangas & R. Hissa** (1983): Summer and winter temperature regulation in the black grouse *Lyrurus tetrix*. - *Physiol. Zool.* 56: 152-159. * **Romijn, C. & W. Lokhorst** (1986): Heat regulation and energy metabolism in the domestic fowl. In: *Physiology of the Domestic Fowl* (C. Horton-Smith & E.C. Ambrose, Hrgs.), pp. 211-227. Oliver & Boyd, Edinburgh. * **Rubner, M.** (1883): Über den Einfluß der Körpergröße auf Stoff- und Kraftwechsel. - *Z. Biol.* 19: 535-562. * **Rubner, M.** (1902): Die Gesetze des Energieverbrauches bei der Ernährung. F. Deuticke, Leipzig/Wien. * **Saxena, B.B.** (1957): Unterschiede physiologischer Konstanten bei Finkenartigen aus verschiedenen Klimazonen. - *Z. vergl. Physiol.* 40: 375-396. * **Schmidt-Nielsen, K.** (1975): *Animal Physiology. Adaptation and Environment*. - Cambridge University press, London. * **Scholander, P.F.** (1940): Experimental investigations on the respiratory function in diving mammals and birds. - *Hvalradets Skr.* Nr. 22: 1-131. * **Scholander, P.F., R. Hock, V. Walters & L. Irving** (1950b): Adaptation to cold in Arctic and tropical mammals and birds in relation to body temperature, insulation, and basal metabolic rate. - *Biol. Bull.* 99: 259-271. * **Scholander, P.F., R. Hock, V. Walters, F. Johnson & L. Irving** (1950a): Heat regulation in some Arctic and tropical mammals and birds. - *Biol. Bull.* 99: 237-258. * **Scholander, P.F., V. Walters, R. Hock & L. Irving** (1950c): Body insulation of some arctic and tropical mammals and birds. - *Biol. Bull.* 99: 225-236. * **Steen, J. & P.S. Enger** (1957): Muscular heat production in pigeons during exposure to cold. - *Am. J. Physiol.* 191: 157-158. * **Stonehouse, B.** (1967): The general biology and thermal balance of penguins. - *Adv. Ecol. Res.* 4: 131-196. * **Stonehouse, B.** (1970): Adaptation in polar and subpolar penguins (Spheniscidae). In: *Antarctic Ecology* (M.W. Holgate, Hrg.), Vol. 1, pp. 526-541. - Academic Press, London. * **Stonehouse, B.** (1974): *Tiere der Antarktis. Leben und Lebensräume im tiefen Süden*. - BLV, München. * **Thaler, E.** (1991): Survival strategies in Gold- und Firecrest (*Regulus regulus*, *Regulus ignicapillus*) during winter. - *Proc. XX. Int. Congr. Christchurch, N.Z.* p. 1. * **Trawa, G.** (1970): Note préliminaire sur la vascularisation des membres des spheniscides. - *Oiseau Revue fr. Orn.* 40: 142-156. * **Veghte, J.H. & C.F. Herreid** (1965): Radiometric determination of feather insulation and metabolism of

arctic birds. - *Physiol. Zool.* 38: 267-275. * **Veghte, J.H.** (1964): Thermal and metabolic responses of the gray jay to cold stress. - *Physiol. Zool.* 37: 316-328. * **Wallgren, H.** (1954): Energy metabolism of two species of the genus *Emberiza* as correlated with distribution and migration. - *Acta Zool. Fenn.* 84: 1-110. * **West, G.C. & J.S. Hart** (1966): Metabolic responses of evening grosbeaks to constant and to fluctuating temperatures. - *Physiol. Zool.* 39: 171-184. * **West, G.C.** (1962): Responses and adaptations of wild birds to environmental temperature. In: *Comparative Physiology of Temperature Regulation* (J.P. Hannon & E. Viereck, Hrgs.), Teil 3, pp. 291-333. - Arctic Aeromed. Lab. Fort Wainwright. * **Wilson, W.O. & T.H. Plaister** (1951): Skin and feather temperatures of hens kept at constant environmental temperatures. - *Am. J. Physiol.* 166: 572-577. * **Withers, P.C.** (1977): Respiration, metabolism, and heat exchange of eutherian and torpid *Poecetes* and hummingbirds. - *Phys. Rev.* 57: 43-52. * **Wolf, L.L. & F.R. Hainsworth** (1972): Environmental influence on regulated body temperature in torpid hummingbirds. - *Comp. Biochem. Physiol.* 41A: 167-173. * **Yarborough, Ch.G.** (1971): The influence of distribution and ecology on the thermoregulation of small birds. - *Comp. Biochem. Physiol.* 39A: 235-266.

11. Anhang

Tabelle 3: Wärmedurchgangszahlen T_C bei Vögeln. Die Werte in der Literatur werden zumeist in zwei verschiedenen Dimensionen angegeben. Zum einen bezogen auf die Körpermasse und zum anderen bezogen auf die Körperoberfläche. Über die Oberflächen-Körpermassen-Korrelation lassen sich die Werte ineinander überführen. Danach ist die Oberfläche S (in cm^2) mit der Körpermasse W (in g) nach folgender Beziehung verbunden: $S = 10 \times W^{2/3}$ (Drent & Stonehouse 1971). Ca. die Hälfte der Werte der Tabelle wurden nach dieser Beziehung und folgenden Gleichsetzungen umgerechnet: 1 ml $O_2 = 20$ J; 1 cal = 1 J. Nur so konnten alle Daten in direkter Vergleichbarkeit angegeben werden. Da nicht in allen Fällen die genauen Ausgangsdaten verfügbar waren, können sich aus der Umrechnung geringe Wertverschiebungen ergeben. Sortierung der Arten alphabetisch. Unpubl. eig. Untersuchungen stammen von Diplomarbeiten von Elke Schleucher (Diamanttaube) und Ulrike Marschall (Prachtfinken).

Art	T_C [J/g x h x °C]	Literatur
Aegolius acadicus Sägekauz Sawwhet Owl	1.02	Yarbrough (1971)
Aethopyga siparaja Scharlachnektarvogel Yellowbacked Sunbird	3.25	unpubl. eig. Unters.
Agapornis roseicollis Rosenköpfchen (Rosenpapagei) Rosy-faced Lovebird	2.47	Bucher (1981)
Amadina fasciata Bandamadine (Bandfink) Cutthroat Finch	4.0	Unpubl. eig. Unters.
Amazona viridigenalis Grünwangenamazone Greencheeked Amazon	4.7	Bucher (1985)
Ammodramus savannarum Heuschreckenammer Grasshopper Sparrow	3.48	Yarbrough (1971)
Anhinga anhinga Anhinga (Am. Schlangenhalbvogel) Anhinga	1.8	Heenemann (1988)

Art	T_C [J/g x h x °C]	Literatur
Anser anser Graugans Greylag Goose	0.38	Benedict & Lee (1937)
Antherpes collaris Waldnektarvogel Collared Sunbird	4.1	unpubl. eig. Unters.
Antherpes orientalis Schwalbennektarvogel Kenya Violetbacked Sunbird	2.9	unpubl. eig. Unters.
Archilochus alexandri Schwarzkinckolibri Blackchinned Hummingbird	10.0	Lasiewski (1963)
Bolborhynchus lineola Katharinasittich Barred Parakeet	2.97	Bucher (1981)
Branta bernicla Ringelgans Brent Goose	0.37	Irving (1955)
Calypte anna Annakolibri Anna's Hummingbird	8.8	Lasiewski (1963)
Calypte costae Costakolibri Costa's Hummingbird	11.0	Lasiewski (1963)
Cathartes aura Truthahngerier Turkey Vulture	0.49	Enger (1957)
Cephus columba Taubenteiste Pigeon Guillemot	0.55	Koelink. unpubl.
Chloebia gouldiae Gouldamadine Gouldian Finch	4.2	Unpubl. eig. Unters.
Chordeiles minor Falkennachtschwalbe Common Nighthawk	2.2 2.2 2.22	Lasiewski & Dawson (1964) Yarbrough (1971) Lasiewski (1967) Lasiewski & Dawson (1964)

Art	T_C [J/g x h x °C]	Literatur
Cinclus mexicanus Grauwasseramsel American Dipper	1.47	Murrish (1970)
Colius castanotus Rotrückenmausvogel Redbacked Mousebird	2.5	Prinzinger (1988)
Colius striatus Braunflügelmausvogel Speckled Mousebird	1.75 2.0	Bartholomew & Trost (1970) Trost (1970)
Columba livia Felsentaube RockPigeon	1.23 0.82	Calder & SchmidtNielsen (1967) Hart (1962)
Contopus virens Waldtyrann WoodPewee	3.42	Yarbrough (1971)
Coragyps atratus Rabengeier Black Vulture	0.51	Enger (1957)
Corvus caurinus Amerikanerkrähe American Crow	1.55 Sommer 1.86 Winter	Irving (1955)
Corvus corone corone Rabenkrähe Carion Crow	0.8	Prinzinger (1976)
Corvus monedula Dohle Jackdaw	0.6	Prinzinger (1976)
Coturnix coturnix japonica Wachtel Japanese Quail	1.44	unpubl. eig. Unt.
Cyanocitta cristata Blauhäher Blue Jay	0.90 1.36	Misch (1960) Yarbrough (1971)
Dendroica coronata Kornwaldsänger Myrtle-Warbler	3.42	Yarbrough (1971)

Art	T_C [J/g x h x °C]	Literatur
Dendroica dominica Goldkehl-Waldsänger Yellow-throated Warbler	4.04	Yarbrough (1971)
Dendroica palmarum Schwarzscheitelpalmist Black-crowned-Palm-Tanager	3.28	Yarbrough (1971)
Dendroica pinus Kiefernwaldsänger Pine-Warbler	3.24	Yarbrough (1971)
Emberiza citrinella Goldammer Yellowhammer	2.12	Wallgreen (1954)
Emberiza hortulane Gartenammer Ortolan Bunting	3.2	Wallgreen (1954)
Empidonax virescens Buchentyrann Acadian Flycatcher	3.58	Yarbrough (1971)
Estrilda melpada Orangebäckchen Orange-cheeked Waxbill	6.2	Unpubl. eig. Unters.
Estrilda troglodytes Graustrild Black-rumped Waxbill	8.0 7.0 8.0	Lasiewski et al. (1964) Cade et al. (1965) Yarbrough (1971)
Eugenes fulgens Dickschnabelkolibri Magnificant-Hummingbird	7.5 6.0 6.0	Wolf & Hainsworth (1972) Lasiewski et al. (1967) Yarbrough (1971)
Eurostodus guttatus Argusnachtschwalbe Spotted Nightjar	2.26 2.86	Dawson & Fisher (1969) Yarbrough (1971)
Excalfactoria chinensis Zwergwachtel Painted Quail	3.10	Lasiewski unpubl.

Art	T _C [J/g x h x °C]	Literatur
Fregata magnificens Prachtfregattvogel Magnificant Fregatebird	0.9	Enger (1957)
Gallus domesticus Haushuhn	0.4	Barott & Pringle (1946)
Gallus gallus Bankivahuhn Red Junglefowl	0.98	Romjin & Lokhorst (1966)
Geococcyx californicus Wegekuckuck Greater Roadrunner	1.38	Calder & SchmidtNielsen (1967)
Geopelia cuneata Diamanttäubchen Diamond-Dove	4.02 Nacht 5.94 Tag	Unpubl. eig. Unters.
Geothlypis trichas Weidengelbkehlchen Common Yellowthroat	3.34	Yarbrough (1971)
Glaucidium gnoma Gnomenkauz American Pygmy-Owl	2.52	Yarbrough (1971)
Hesperiphona vespertina Abendkernbeißer Evening Grosbeak	2.2 2.88 2.0	Yarbrough (1971) Hart (1962) Dawson & Tordoff (1959)
Lagopus mutus Alpensneehuhn Rock Ptarmigan	0.14	West. in Anvik (1969)
Lampornis clemenciae Blauehlhympe Blue-throated Hummingbird	0.23 4.6	Yarbrough (1971) Lasiewski et al. (1967)
Larus argentatus Silbermöwe Herring Gull	0.79	Hüppop (1987)
Larus canus Sturmmöwe Common Gull	0.74	Drent unpubl.

Art	T _C [J/g x h x °C]	Literatur
Larus glaucescens Silbermöwe Herring Gull	0.53	Drent unpubl.
Larus occidentalis Silbermöwe Herring Gull	6.08.9	Dawson & Bennett (1980)
Lophophaps ferruginea Sekretärtaube Red Plumed Pigeon	1.27	Dawson & Bennett (1980)
Lophortyx californicus Schopfwachtel California Quail	1.4 1.36	Hudson & Brush (1965) Brush (1965)
Loxia curvirostra Fichtenkreuzschnabel Red Crossbill	2.4 2.4 4.0	Dawson & Tordoff (1964) Yarbrough (1971) Prinzinger & Hund (1975)
Loxia leucoptera Bindenkreuzschnabel Two-barred Crossbill	2.2 2.21	Yarbrough (1971) Dawson & Tordoff (1964)
Lyrurus tetrix Birkhuhn Black Grouse	8.6	Rintamäki et al. (1983)
Manacus vittelinus Säbelpipra Bearded Manakin	4.6	Bartholomew et al. (1983)
Melospiza undulatus Wellensittich Budgerigar	3.29	Bucher (1981)
Melospiza georgiana Sumpfsammer Swamp-Sparrow	3.28	Yarbrough (1971)
Melospiza melodia Singammer Song-Sparrow	2.88	Yarbrough (1971)
Micrathene whitneyi Elfenkauz Elf-Owl	1.74	Yarbrough (1971)

Art	T_C [J/g x h x °C]	Literatur
Mniotilta varia Kletterwalsänger BlackandWhite Warbler	3.94	Yarbrough (1971)
Myiarchus crinitus Schnäppertyrann Great Crested Flycatcher	2.4	Yarbrough (1971)
Nectarinia adalberti Fahlkehlglanzköpfchen Buffthroated Sunbird	2.9	unpubl. eig. Unters.
Nectarinia amethystina Amethystglanzköpfchen Amethyst Sunbird	3.3	unpubl. eig. Unters.
Nectarinia bifasciata Grünscheitelnektarvogel Johanna's Sunbird	3.3	unpubl. eig. Unters.
Nectarinia cuprea Kupfernektarvogel Copper Sunbird	3.25	unpubl. eig. Unters.
Nectarinia kilimensis Bronzenektarvogel Bronzy Sunbird	2.7	unpubl. eig. Unters.
Nectarinia senegalensis Rotbrustglanzköpfchen Scarletched Sunbird	2.9	unpubl. eig. Unters.
Nectarinia takazze Takazzenektarvogel Tacazze Sunbird	3.0	unpubl. eig. Unters.
Nectarinia venusta Ziernektarvogel Yellowbellied Sunbird	2.5	unpubl. eig. Unters.
Nectarinia verroxi Graunektarvogel Grey Sunbird	4.1	unpubl. eig. Unters.
Nectariniidae Nektarvögel (16 Arten) Sunbirds	2.83.2	Prinzinger et al. (1989) Prinzinger et al. (1986)

Art	T_C [J/g x h x °C]	Literatur
Nyctidromus albigollis	2.12	Yarbrough (1971)
Pauraque	2.3	Scholander (1950a,b)
Nymphicus hollandicus	1.81	Bucher (1981)
Nymphensittich		
Cockatiel		
Onychognathus tristramii	1.76	Dmi'el & Tel'Tzur (1985)
Tristramstar		
Tristram's Starling		
Oreotrochilus estrella	5.8	Carpenter (1976)
Andenkolibri		
Andean Hillstar		
Otus trichopsis	1.12	Yarbrough (1971)
Fleckeneule		
Spotted-Screech Owl		
Padda oryzivora	3.4	Unpubl. eig. Unters.
Reisfink		
Java-Sparrow (Rice-Bird)		
Panterpe insignis	8.06	Wolf & Hainsworth (1972)
Feuerkehlkolibri		
Fiery-throated Hummingbird		
Parula americana	5.12	Yarbrough (1971)
Meisenwalsänger		
Parula Warbler		
Parus major	4.0	Reinertsen & Haftorn (1983)
Kohlmeise		
Great Tit		
Parus montanus	4.4	Reinertsen & Haftorn (1983)
Bergkohlmeise		
Green-backed Tit		
Passer domesticus	3.65	Hudson & Kimzey (1967)
Hausperling	3.28	Hart (1962)
House Sparrow		
Passerculus sandwichensis	2.96	Yarbrough (1971)
Grasammer (Savannah-Ammer)		
Savannah-Sparrow		

Art	T _C [J/g x h x °C]	Literatur
Passerella iliaca Fuchsammer Fox-Sparrow	1.96	Yarbrough (1971)
Patagona gigas	3.36	Lasiewski et al. (1967)
Riesenkolibri	3.4	Lasiewski et al. (1967)
Giant Hummingbird	3.4	Yarbrough (1971)
Perisoreus canadensis Meisenhäger	1.06	Scholander (1950a,b) Veghte (1964)
Grey Jay	1.2	Yarbrough (1971)
Phalacrocorax auritus Ohrenscharbe Double-crested Cormorant	0.74	Heenemann (1988)
Phalaenoptilus nuttallii Winternachtschwalbe Common Poorwill	2.2 2.54 2.44	Bartholomew et al. (1962) Withers (1977) Yarbrough (1971)
Pica pica Elster Magpie	1.0	Prinzinger (1976)
Pipilo alberti Schwarzkin-Grundammer Albert's Towhee	2.96	Dawson (1954)
Pipilo fuscus Braunrücken-Grundammer Brown Towhee	2.74	Dawson (1954)
Pipra mentalis Gelbhosenpipra Red-capped Manakin	4.6	Scholander (1950a,b)
Pipra mentalis Gelbhosenpipra Red-capped Manakin	6.3	Bartholomew et al. (1983)
Plectrophenax nivalis Schneeammer Snow Bunting	2.22	(Scholander 1950a,b)
Poocetes gramineus Abendammer Vesper-Sparrow	2.7	Yarbrough (1971)

Art	T _C [J/g x h x °C]	Literatur
Protonotaria citrea Zitronenwaldsänger Prothonotary Warbler	4.1	Yarbrough (1971)
Richmondia cardinalis Rotkardinal Common Cardinal	2.0	Dawson (1958)
Rissa tridactyla Dreizehenmöwe Black-legged-Kittiwake	4.94	Bech et al. (1984)
Sayornis phoebe Phoebe (Haustyrann) Eastern Phoebe	3.26	Yarbrough (1971)
Scardafella inca Inkataubchen Inca Dove	2.2	MacMillen & Trost (1967)
Seiurus aurocapillus Pieperwaldsänger Ovenbird	2.44	Yarbrough (1971)
Seiurus noveboracensis Uferwaldsänger Northern Waterthrush	3.24	Yarbrough (1971)
Selasphorus sasin Allen Kolibri Allen's Hummingbird	11.4	Lasiewski (1963)
Selasphorus rufus Zimtkolibri Rufous Hummingbird	9.2	Lasiewski (1963)
Sitta canadensis Kanadagleiber Red-breasted Nuthatch	3.95	Mugaas & Templeton (1970)
Spheniscus humboldti Humboldt-Pinguin Humboldt Penguin	0.23	Drent & Stonehouse (1971)
Spizella passerina Schwirrammer Chipping Sparrow	3.5	Yarbrough (1971)

Art	T_C [J/g x h x °C]	Literatur
Stellula calliope Sternelfe	12.2	Lasiewski (1963)
Caliopo-Hummingbird		
Sturnus cristatellus Haubenmaina	1.52	Johnson (1971)
Crested Myna		
Sturnus vulgaris	1.94	Johnson (1971)
Star	4.2	Dmi'el & Tel'Tzur (1985)
Common Starling		
Taeniopygia castanotis	6.2	Cade et al. (1965)
Zebrafink	5.9	Calder (1964)
Zebrafinch	5.2	Unpubl. eig. Unters.
	6.8	Yarbrough (1971)
Trochiliformes Kolibris (23 Arten)	3.1	Prinzinger et al. (1989)
Hummingbirds		Prinzinger et al. (1986)
Troglodytes aedon Hauszaunkönig	5.4	Kendeigh (1939)
House Wren		
Trogon rufus Schwarzkehltrogon	3.6	Yarbrough (1971)
Black-throated Trogon		
Tyrannus tyrannus Königstyrann	2.5	Yarbrough (1971)
Kingbird		
Urocolius macrourus	2.1-2.15	Prinzinger & Roth (1987)
Blaunackenausvogel	2.13	Prinzinger (1988)
Blue-naked Mousebird		
Vermivora celata Orangefleck-Waldsänger	3.3	Yarbrough (1971)
Orange-crowned Warbler		
Vermivora pinus Blauflügel-Waldsänger	4.88	Yarbrough (1971)
Blue-winged Warbler		

Art	T_C [J/g x h x °C]	Literatur
Vidua paradisica	6.0	Yarbrough (1971)
Schmalschwanz- Paradieswitwe	6.2	Terriore & Trautmann in Calder (1964)
Paradise-Whydah		
Wilsonia citrina Kapuzenwaldsänger	3.82	Yarbrough (1971)
Hooded Warbler		
Zenaidura macroura Carolinataube	1.6	Hudson & Brush (1964)
Mourning Dove		
Zonotrichia albicollis Weisskehlammer	2.88	Yarbrough (1971)
Whitethroated Sparrow		
Zonotrichia leucophrys	2.38	Yarbrough (1971)
Dachsammer	2.5	King (1964)
Whitethroated Sparrow		
Zonotrichia querula Harrissammer	2.38	Yarbrough (1971)
Harris's Sparrow		

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Roland Prinzinger
 AK Stoffwechselphysiologie,
 Zoologisches Institut der J.W.v.Goethe-Universität,
 Siesmayerstraße 70, 6000 Frankfurt/Main 1