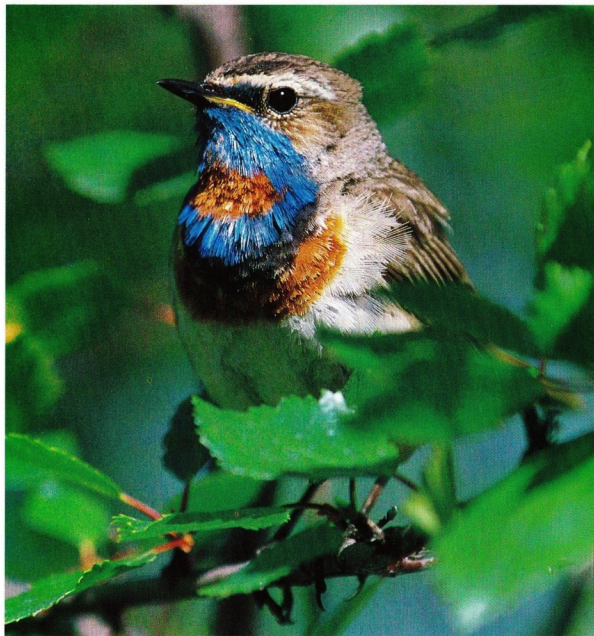




Ornithologische Zeitschrift
der Vogelkundlichen Beobachtungsstation Untermain e.V.

TEMPERATURREGULATION BEI VÖGELN

III. Physiologische Mechanismen

von ROLAND PRINZINGER

AK Stoffwechselphysiologie der Universität Frankfurt

1. Einleitung
2. Ergänzungen und Methodisches
3. Physiologische Mechanismen der Temperaturregulation
4. Adaptation und Akklimatisation
5. Änderungen im Wärmedurchgang
6. Änderungen der Körpertemperatur
7. Änderungen der Stoffwechselleistung
8. Ernährung und Nahrungswahl
9. 7.1. Hyperphagie
10. 7.2. Änderungen in der Assimilationseffizienz
11. 7.3. Änderungen in der Nahrungswahl
12. 7.4. Spezifisch dynamische Wirkung der Nahrung
13. Kältezittern
14. Zitterfreie Thermogenese und Braunes Fett
15. 10. Energiespeicher
16. 10.1. Allgemeines
17. 10.2. Lage der Energiespeicher und Fettzusammensetzung
18. 10.3. Exkurs: Fettleibigkeit, Adipositas, Obesitas und Hungern
19. 11. (Evaporative) Wasserabgabe
20. 12. Literatur

1. Einleitung

In den Folgen I und II von „Temperaturregulation der Vögel“ sind die thermoregulatorischen Verhaltensweisen (LUSCINIA 46: 255-302; 1990) und die morphologischen Mechanismen (LUSCINIA 47: 11-55; 1991) dargestellt worden. Die nachstehende Folge III beschäftigt sich mit den physiologischen Mechanismen der Temperaturregulation. Zwangsläufig sind Überschneidungen mit den vorangegangenen Darstellungen jetzt geradezu zwingend und deshalb relativ häufig, da – wie schon erwähnt – kein Mechanismus ohne den anderen auskommt. Es gibt keine Verhaltensweise ohne dazugehörige Physiologie und Morphologie. Querver-

weise sind in diesem Kapitel also zahlreich anzutreffen, und man muß häufiger die alten Hefte mit den Folgen I und II zur Hand nehmen.

2. Ergänzungen und Methodisches

Im Teil II dieser Reihe sind in Tab. 1 (S. 17) Wärmedaten verschiedener Materialien aufgeführt. Diese Tabelle stammt aus Bertsch (1977). In diesem Buch sind die Tabellenwerte alle ohne Dimensionen angegeben (auch ein erklärender Tabellentext fehlt). Eine Nachrechnung ergab, daß die Zahlen nicht – wie vermutet – Standarddimensionen gehorchen und somit nicht reproduzierbar und z.T. auch nicht nachvollziehbar waren. Im folgenden wird deshalb eine verbesserte und wesentlich ergänzte Tabelle (Tab. 2.1) aufgeführt, die diesen Mangel behebt. Tab. 1/II ist am besten zu streichen.

Zum Methodischen dieser Folge III sei bemerkt, daß am Ende jedes Abschnittes die wichtigste Literatur jetzt kurz aufgeführt ist, um ein leichteres Auffinden relevanter Publikationen zu ermöglichen. Sind Verweise auf die vorangegangenen beiden Folgen notwendig, werden sie mit römischen Ziffern hinter dem jeweiligen Abbildungs-, Text- bzw. Tabellenhinweis charakterisiert. Abb. 2/II heißt so z.B. Abbildung 2 in Folge II. In dieser Folge beginnen zudem die Abbildungsnummern mit jedem Abschnitt neu. Abb. 2.3 ist also die Abbildung 3 des Abschnittes 2. So lassen sich nachträglich ohne größere Probleme neue Abbildungen integrieren.

Physiologische Mechanismen der Temperaturregulation

3. Adaptation und Akklimatisation

Der endotherme Vogel steht mit seiner abiotischen Umwelt in einer energetischen Wechselbeziehung, die sich in einem Wärmeaustausch äußert (siehe Abb. 3.1). Die wichtigsten äußeren Klimabedingungen, die den Stoffwechsel und die Körpertemperatur beeinflussen, sind die Umgebungstemperatur, der Wind, die solare Einstrahlung und die Luftfeuchte.

Tab. 2.1: Thermale Eigenschaften verschiedener Materialien (nach versch. Autoren). Die Wärmeleitfähigkeit WL ist in $J/s \cdot m \cdot K$ und die spezifische Wärme (Kapazität) WS in $J/kg \cdot K$ angegeben. Die Werte, besonders von biologischen Substanzen, variieren je nach Autoren z.T. um mehrere hundert Prozent und sind so nur als Anhaltspunkte zu verstehen. In einigen Quellen fehlten zudem Dimensionsangaben, so daß die Umrechnung nicht immer klar ist. Für Metalle im Festzustand gilt die Regel von DuLONG und PETIT (1819), wonach das Produkt aus spezifischer Wärmekapazität und Atomgewicht in etwa gleich der Konstante 26 J/K ist. Für biologische Systeme sicher relevanter ist die Angabe der Wärmekapazität (auf das Volumen bezogen). Sie spiegelt die tatsächlichen Bedingungen weit besser wider. Für Luft ergibt sich dann der Wert 1 $J/K \cdot l$, der um den Faktor 1000 unterhalb der spezifischen Wärme liegt und zusammen mit der geringen Leitungsfähigkeit die extrem gute Isolationsfähigkeit von Luft dokumentiert.

Material	WL	WS	Material	WL	WS
Kupfer	385	383	Alkohol	–	2420
Silber	460	247	Luft	0,026	1006
Aluminium	204	396	Helium	0,143	–
Stahl	71	460	Filz	0,04	–
Blei	–	130	Kiefernholz	1,4	2805
Gold	–	130	Holz allg.	0,35	1129
Nickel	–	441	Kork	0,036	1884
Magnesium	–	1033	Baumwolle	0,06	1298
Granit	3	816	Kaninchenfell	0,07	–
Beton	1,4	880	Fell allg.	0,04	–
Glas	0,8	837	Fettgewebe	0,46	–
Ziegelstein	0,7	840	Haut (nackt)	0,34	–
PU-Schaum	0,026	–	Fleisch allg.	1,28	–
Freon 12	0,071	–	Federn	0,04	–
Wasser	0,6	4182	Plexiglas	0,25	1460
Neuschnee	0,29	380	Styropor	0,034	1210
Eis	2,2	1926			
Wasserdaten:		Erwärmung von 14,5 auf 15,5 °C		4,18 J/ml	
		Verdunstung bei 25 °C		2 442 J/ml	
		bei 37 °C		2 424 J/ml	
		Schmelzen bei 0 °C		1 250 J/ml	

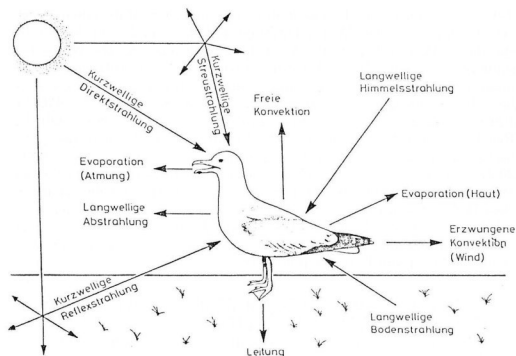


Abb. 3.1. Wärmeaustausch-Wege zwischen Vogel und freier Umwelt. Abgehende Wärme ist durch Pfeile vom Vogel weg gekennzeichnet (aus Hüppopp 1988).

Über die letzteren drei Faktoren weiß man noch immer sehr wenig Bescheid. Über solare Einstrahlung (siehe Kap. 4.2.3/I ff.) lassen sich wesentliche Energiemengen gewinnen. Bei Kälte können Feuchte und Wind zu enormen Energieverlusten führen (siehe z.B. Abb. 22 und 23/I, Kap. 9/II). Der Organismus kann sich nun auf verschiedene Art und Weise an diese Klimafaktoren anpassen. Die Anpassung kann durch eine kurzfristige Akklimatisation (z.B. Sommer/Winter) oder durch eine langfristige Adaptation (z.B. in der Phylogenese) geschehen. Allerdings gibt es hier keine einheitliche Strategie, da sowohl morphologische (z.B. Gefiederisolation) als auch ethologische (z.B. Gefiederplustern, veränderte Aktivität, Wegzug usw.) und physiologische (z.B. Änderung der Körpertemperatur, siehe Abb. 9/I und Kap. 7, Nahrungsausnutzung usw.) Mechanismen in sehr unterschiedlicher Weise zusammenwirken können. Auf erniedrigte Umgebungstemperaturen (in der Regel die nahrungssarme Winterzeit) können so verschiedene Vogelarten verschieden

reagieren: Zum einen kann der Umsatz bei verbesserter Isolation zur Energieeinsparung abgesenkt werden (siehe Kap. 6). Andere Arten, die z.B. keine Probleme mit der Nahrungsbeschaffung haben, können die erhöhten Wärmeverluste der kalten Jahreszeit durch eine Erhöhung des Energieumsatzes ausgleichen. Es gibt über diese Problematik allerdings noch relativ wenige Untersuchungen.

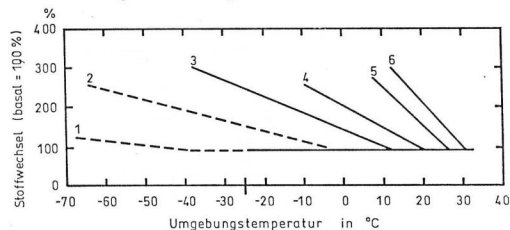


Abb. 3.2. Stoffwechsel und Umgebungstemperatur (Thermoneutralzone, untere kritische Temperatur, Wärmedurchgang) bei verschiedenen arktischen und tropischen Vogelarten als Beispiele einer adaptiven (genetisch fixierten) Anpassung:

1 *Larus hyperboreus* (Eismöwe); 2 *Perisoreus canadensis* (Kanadahäher); 3 *Plectrophenax nivalis* (Schneefink) 4 *Pipra mentalis* (Kleinstelchen); 5 *Trochilidae* (Kolibri spec.); 6 *Vidua paradisica* (Paradieswitze). Gestrichelt ist geschätzt, da hier keine Messungen mehr vorlagen. Nach Scholander et al. (1950).

Typische Adaptationen sind z.B. die vorgegebenen niedrigen unteren kritischen Umgebungstemperaturen bei arktischen oder umgekehrt die hohen bei tropischen Vögeln (siehe Abb. 3.2 und 3.3). Sie sind im Bauplan fixiert und nicht veränderbar (ein tropischer Vogel überlebt keine -30°C wie z.B. eine arktische Eismöwe). Dies läßt sich auch durch eine Akklimatisation nicht grundsätzlich verändern. Bei den Klimaregeln (Kap. 7/II) sind weitere solcher morphologischer Adaptationen aufgeführt. Ebenfalls eine Adaptation ist die Tatsache, daß die meisten Vögel und Säuger ihre Jungen in der warmen Jahreszeit auf die Welt bringen oder daß viele Wüstentiere in der Dämmerung aktiv sind,

um zu heiße Umgebungstemperaturen zu vermeiden. Man sieht, es gibt sehr viele Beispiele für Adaptationen. Sie alle spiegeln letztendlich die phylogenetische Einnischung des Organismus in sein bevorzugtes Biotop wider.

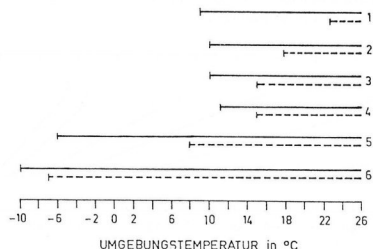


Abb. 3.3. Änderung (Akklimatisierung) des unteren kritischen Temperaturpunktes bei verschiedenen Vogelarten im Winter (durchgezogene Linie) im Vergleich zum Sommer (gestrichelte Linie); nach verschiedenen Autoren.

1 = Birkenzeisig *Carduelis flammea* (9/23 °C); 2 = Fasan *Phasianus colchicus* (10/18 °C); 3 = Fichtenkreuzschnabel *Loxia curvirostra* (10/15 °C); 4 = Dohle *Corvus monedula* (11/15 °C); 5 = Moorschneehuhn *Lagopus lagopus* (-6/8 °C); 6 = arktische Amerikanerkrähe *Corvus brachyrhynchos* (-10/-7 °C).

Eine charakteristische Akklimatisierung stellt dagegen die Veränderung der unteren kritischen Temperatur als Anpassung an verschiedene Umgebungstemperaturen dar (Abb. 3.3). Alle endothermen Organismen sind so in der Lage, durch Kälteanpassung diese untere kritische Temperatur in Richtung tieferer Umgebungstemperatur zu verschieben und damit Energie zu sparen. Auch andere Regulationsmechanismen können durch Akklimatisierung verändert werden: Die Leitungsfähigkeit von Nervenfasern läßt sich auf niedrige Umgebungstemperatur „einstellen“ (Abb. 3.4), die Fette in den Beinen werden auf „Winterviskosität“ umgestellt (vgl. S. 31/II), die Isolationsschichten in der Dicke mit der Umgebungstempe-

ratur verändert (Abb. 9/II), man kennt Winter- und Sommer(-Gefieder, -Pelz) usw. Hier noch einige konkrete Beispiele:

Akklimatisierung bei °C

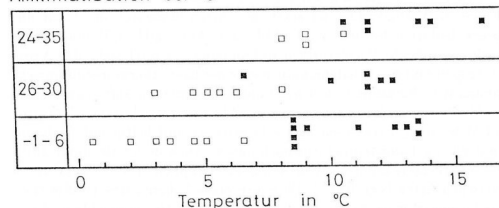


Abb. 3.4. Temperaturen (in °C) während experimenteller Abkühlung des peronealen (vom Wadenbein kommenden) Beinnerven der Silbermöwe (*Larus argentatus*), bei denen die Impulsweiterleitung aufhört. Ausgefüllte Quadrate: tibiale/obere Sektion des Nerven; offene Quadrate: metatarsale/untere Sektion des Nerven. In der linken Abbildungsseite ist angegeben, bei welcher Umgebungstemperatur der Vogelnerv vorher akklimatisiert wurde. Es zeigt sich deutlich, daß kalt-akklimatisierte Nerven später auch bei niedrigeren Umgebungstemperaturen leitend sind und umgekehrt warm-akklimatisierte früher mit der Leitfähigkeit aufhören. Aus Chatfield, Lyman & Irving (1953).

Dohlen zeigen im Stoffwechsel deutliche Akklimatisierungen: Bei einer Konditionierung auf +22 °C liegt der Umsatz in der Thermoneutralzone bei 1,55 ml O₂/g·h und die untere kritische Temperatur bei +15 °C. Bei einer Konditionierung auf +5 °C liegt der Umsatz in der Thermoneutralzone bei 1,42 ml O₂/g·h (-8 %) und die untere kritische Temperatur verschiebt sich nach unten auf +11 °C. Gleichzeitig nimmt die Körpermasse um rund 5 % (= 8 g) zu (vgl. Kap. 6 und Abb. 6.1). Ein Beispiel für Adaptation:

Allgemein zeigen arktische und tropische Vögel im Stoffwechselniveau deutliche Unterschiede: Arktische Arten haben – wie bereits erwähnt – niedrigere untere kritische Temperaturen als tropische Arten. Nur

ein Beispiel: Bei der arktischen Fischkrähe *Corvus caurinus* liegt die untere kritische Temperatur im Sommer bei -5°C ; beim etwa gleich großen Wüstenraben *Corvus corax albigollis* bei rund $+30^{\circ}\text{C}$. Als Reaktion auf fallende Umgebungstemperaturen steigt der Stoffwechsel bei arktischen Arten viel langsamer als bei tropischen, was auf den weitaus geringeren Wärmeverlust der arktischen Arten hindeutet, die durch eine bessere Isolation bewirkt wird (Abb. 3.3, Abb. 3/II, 4/II u.a.). Vergleicht man beide Vogelgruppen miteinander, so zeigt sich, daß Vögel der Tropen und der Wüstenregionen eine geringere thermoregulatorische Kapazität in Richtung tiefe Umgebungstemperaturen aufweisen (Breite der Thermoneutralzone geringer, vgl. Abb. 8/I) als arktische. Tropische und Wüstenvögel reagieren also sehr sensibel und heftig auf Änderungen der Umgebungstemperatur nach unten. Auch in der absoluten Höhe des Stoffwechsels unterscheiden sich beide Gruppen. Die meist größeren arktischen Arten (vgl. Kap. 7/II) zeigen einen höheren Basalstoffwechsel (das Gegenteil wäre zu erwarten; vgl. Kap. 3/I) als vergleichbare Arten der Tropen. Beim Schneehuhn *Lagopus lagopus* z.B. macht dieser Effekt einen rund 44 % höheren Umsatz aus. Weitere Beispiele siehe Kap. 4, 5 und 6.

(Ambrose & Bradshaw 1988, Barnett 1970, Bech & Reinertsen 1989, Bech 1980, Blem 1973a,b, 1981, Carey et al. 1978, Chaffee 1971, Chatfield et al. 1953, Cox 1961, Davis 1955, Dawson & Carey 1976, Dawson et al. 1983, Delane & Hayward 1975, Gelineo 1969, Hart 1962, Hudson & Kimsey 1966, Irving 1957, 1972, Irving et al. 1955, Kendeigh 1969 a,b, 1970, Kendeigh & Blem 1974, King & Farner 1961, 1966, King & Mewaldt 1981, Lustick & Adams 1977, Lustick et al. 1982, Marshall & Prinzinger 1991, Marshall 1961, Middleton 1979, Mugaas & King 1981, Newton 1969, Pohl 1969, 1971, Prinzinger 1990, 1991, Rintamäki et al. 1983, Salt 1952, Saxena 1957, Schleicher, Prinzinger & Withers 1991, Scholander 1955, 1956, Scholander et al. 1950a,b,c, Snow 1954, Trost 1972, Veghte 1964, Wallgreen 1954, Walsberg & King 1980, Wang 1989, Weathers & Snyder 1974, Weathers 1969, 1977, Welty 1982, West & Hart 1966, West 1960, 1962, 1968, 1972a,b, Westerkov 1965, 1966, White & West 1977, Whittow & Rahn 1984).

4. Änderungen im Wärmedurchgang

Unter- und oberhalb der kritischen Umgebungstemperaturen muß der Stoffwechsel zur Konstanzhaltung der Körpertemperatur gesteigert werden. Ein Maß für diese Steigerung ist durch den Wärmedurchgang gegeben, dem in 5/II bereits ein eigenes Kapitel gewidmet ist. Durch

Veränderungen in der peripheren Durchblutung, Fettanlagerungen in der Haut und ein geändertes Federkleid kann ein großer Einfluß auf die Wärmeabgabe ausgeübt werden. Auch die Stellung der Federn und die Körperhaltung haben einen großen Effekt. Allein durch ein kugeliges Zusammenkauern und maximales Aufplustern des Gefieders ist so der Wärmeverlust halbierbar. Durch Be- bzw. Durchnässen des Gefieders und Federnabspreizen kann dagegen der Wärmedurchgang enorm erhöht werden (z.B. durch Baden bei Hitzestress). Viele dieser Mechanismen sind schon in den vorangegangenen Kapiteln besprochen worden. Auch durch eine Änderung der Körpertemperatur (Absenken oder Erhöhen; siehe Kap. 5) lassen sich große Mengen an Energie sparen (Tab. 5.1). In Abb. 6.3 ist am Beispiel des Moorschneehuhns gezeigt, wie durch die anfangs genannten Mechanismen winterakklimatisierte Vögel ihren Wärmeverlust drastisch senken können. Dagegen läßt sich durch Durchlüften des Gefieders (Gefiederschütteln, in den Wind stellen etc.; vgl. z.B. 4.2.3/I) der Wärmedurchgang erhöhen.

In Tabelle 4.1 sind einige längerfristige Änderungen im Wärmedurchgang aufgeführt. Intensive Untersuchungen zu dieser Thematik fehlen allerdings noch.

(Literatur siehe Kap. 3 und Tab. 4.1)

5. Änderungen in der Körpertemperatur

Den größten Anteil an der Stoffwechselenergie bei kleinen Endothermen hat die Aufrechterhaltung einer hohen Körpertemperatur. Durch Veränderung in der Höhe dieser Körpertemperatur sind also dementsprechend wesentliche Änderungen im Energieaufwand für die Temperaturregulation zu erwarten. Der Stoffwechselaufwand für die von der Umgebungstemperatur abhängige Regelung der Körpertemperatur ist durch den Wärmeverlust des Körpers an die Umgebung definiert. Deren Maß wird wiederum durch die Wärmedurchgangszahl markiert. In Kapitel 5/II (Wärmedurchgangszahl) sind die entsprechenden Werte für Vögel aufgeführt. Je höher die Differenz Körpertemperatur - Umgebungstemperatur ist, um so mehr Energie muß zur Konstanzhaltung der Körpertemperatur aufgewandt werden. Bei Energiemangel (z.B. beim Hungern) oder starker Energiebelastung (z.B. bei tiefen Umgebungstemperaturen) ist daher eine Minimierung der o.g. Differenz eine Möglich-

Tab. 4.1. Änderung der Wärmedurchgangszahl bei warm- und kaltakklimatisierten Vögeln. Die Bedingungen der Akklimatisation und der Datenerfassung variieren ganz erheblich, so daß die dargestellten Werte sowohl absolut als auch relativ gesehen nur mit sehr starken Einschränkungen verwend- und miteinander vergleichbar sind. Als Basiswert wurde in allen Beispielen der Warmwert = 100 % gesetzt. Die „Differenz“ gibt an, um welchen relativen Betrag der Kaltwert vom Warmwert abweicht. Ganz allgemein kann festgestellt werden, daß die Wärmedurchgangszahl bei Kälteakklimatisation meist sinkt, die Isolation also besser wird. Allerdings ist dies offensichtlich nicht generell der Fall. Zum genaueren Nachlesen ist die Literatur detaillierter aufgeführt.

Art	Warmwert	Kaltwert	Differenz
Haussperling ¹ (<i>Passer domesticus</i>)	100	76	- 24 %
Fasan ² (<i>Phasianus colchicus</i>)	100	100	0 %
Rebhuhn ² (<i>Perdix perdix</i>)	100	100	0 %
Birkenzeisig ³ (<i>Carduelis flammea</i>)	100	100	0 %
Moorschneehuhn ⁴ (<i>Lagopus lagopus</i>)	100	60,3	- 39,7 %
Goldzeisig ⁵ (<i>Spinus tristis</i>)	100	82,4	- 17,6 %
Fichtenkreuzschnabel ⁶ (<i>Loxia curvirostra</i>)	100	100	0 %
Dohle ⁷ (<i>Corvus monedula</i>)	100	100	0 %
Höckerschwan ⁸ (<i>Cygnus olor</i>)	100	50	- 50 %
Birkhuhn ⁹ (<i>Lyrurus tetrix</i>)	100	70,6	- 29,4 %

1 Nordamerika; Mittelwerte aus Manitoba bis Florida (Kendeigh & Blem 1974). 2 Delane & Hayward (1975). 3 Tagmessung im Dunkeln (West 1972a). 4 Sehr unterschiedliche Meßbedingungen: tags/nachts; vgl. Abb. 6.3. (West 1972b). 5 Dawson & Carey (1976). 6 vgl. Abb. 6.2 (Prinzinger & Hund 1975). 7 vgl. Abb. 6.1 (Prinzinger 1976). 8 Bech (1980). 9 Rintamäki et al. (1983).

keit, Energie zu sparen. Diese Strategie wenden sehr viele Vögel an. In Tabelle 2/1 ist dies für einige Vogelarten dargestellt, deren Körpertemperatur u.U. auf unter +33 °C (bis +28 °C) abgesenkt werden kann. Diese Tabelle kann durch die Kaptaube *Oena capensis* ergänzt werden, bei der wir Körpertemperaturen von +28 °C gemessen haben (Schleucher in Vorbereitung). Deutlich ist zu erkennen, daß selbst diese relativ geringe Absenkung der Körpertemperatur große Mengen an Energie sparen hilft. Vor allem Arten, die eine hohe Wärmedurchgangszahl haben (schlechte Isolierung), können bis zu 42,4 % ihres Grundumsatzes allein durch diese Maßnahme reduzieren. Dies trifft vor allem für tropische Kleinvögel zu, die diesen Mechanismus deshalb auch häufig nutzen (Nektarvögel, Kolibris, Mausvögel u.a.). Für die gut isolierten Arten der kalten Lebensräume bringt diese Reduktion der Körpertemperatur nur wenig (vgl. z.B. Alpenschneehuhn, Pinguin). Sie zeigen dieses Verhalten deshalb auch nicht. Bei ihnen wären zusätzlich die Energiekosten der Wiederaufwärmung größer, als die Energieersparnis durch die Absenkung der Körpertemperatur bringt. Eine spezielle Form einer (besonders starken) Körpertemperaturabsenkung findet man im Torpor, dem allerdings ein spezieller Teil dieser Serie gewidmet wird (kommende Folge IV).

Geringere Absenkungen um 1 bis 3 °C unter das Normalniveau sind wohl für alle Vogelarten (auch Säuger) eine normale Eigenschaft des thermoregulatorischen Regelsystems. Einige Beispiele in Tabelle 5.1 sollen diesen Spareffekt verdeutlichen.

Umgekehrt kann der Vogel unter Wärmebelastung natürlich andererseits die Differenz Körpertemperatur – Umgebungstemperatur durch Erhöhung der Körpertemperatur vergrößern und damit den Wärmeverlust durch den erhöhten Gradienten fördern bzw. Wärme im Körper abspeichern, wenn sie nicht nach außen hin abgegeben werden kann. Auch von dieser Möglichkeit machen viele Vögel Gebrauch. Die in den trockenheißen Gebieten Australiens vorkommende Diamanttaube (*Geopelia cuneata*) hat so z.B. eine normale Körpertemperatur tagsüber von +39,8 +/- 0,48 °C. Unter Hitzebelastung (Umgebungstemperatur über +40 °C) kann die Körpertemperatur um 5 °C auf +44,8 °C ansteigen. Dadurch kann die Taube rund 566 J Energie speichern, die sie unter normalen Umständen durch Temperatur-Regulationsmechanismen (vor allem Evaporation; s.u.) abgeben müßte. Diese Energiemenge ist rund 50 % der durchschnittlichen Wärmeproduktion einer Stunde (ca. 1100 J) äquivalent und spart zudem rund 236 mg Wasser ein, das in diesem

Tab. 5.1. Energetischer Effekt einer abgesenkten Körpertemperatur KT (°C) in der Ruhephase („kontrollierte Hypothermie“) ausgelöst durch Hunger und/oder Kältebelastung bei verschiedenen Vogelarten. Vgl. dazu auch Tab. 2/I und 11.3/II.

Abkürzungen: KM = Körpermasse (in g), Tc = Wärmedurchgangszahl (in $J/g \cdot h \cdot ^\circ C$), ES = absolute Energieersparnis (in J/Vogel und Stunde) bei einer Reduktion der normalen Körpertemperatur von rund 38 °C auf 33 °C (Differenz 5 °C) unterhalb der Thermoneutralzone, ER = relative Energieersparnis (in % Grundumsatz). Die Grundumsatzrate wurden nach der Formel M (in $J/g \cdot h$) = $127 \cdot W^{-0,277}$ (W in g) berechnet (Kolibriwerte dto. mal Faktor 2); vgl. dazu Kapitel 3/I.

Art	KM	Tc	ES	ER
Humboldt-Pinguin (<i>Spheniscus humboldti</i>)	3 870	0,23	4 450	8,8
Graugans (<i>Anser anser</i>)	3 350	0,38	6 365	14,2
Silbermöwe (<i>Larus argentatus</i>)	1 202	0,79	4 748	22,2
Alpenschnepfen (<i>Lagopus lagopus</i>)	548	0,14	384	3,2
Wachtel (<i>Coturnix coturnix</i>)	100	1,44	720	20,3
Blaunackentaufler (<i>Urocolius macrourus</i>)	50	2,1	525	24,4
Diamanttaube (<i>Geopelia cuneata</i>)	35,0	4,02	703	42,4
Scharlachnektarvogel (<i>Aethopygia siparaja</i>)	6,8	3,25	110	19,4
Costakolibri (<i>Calypte costae</i>)	4,6	11,0	203	26,6
Schwarzkinlibris (<i>Archilochus alexandri</i>)	3,0	10,0	150	26,7

Lebensraum extrem knapp ist.

(Prinzinger, Preßmar & Schleucher 1991; Review-Artikel über Körpertemperatur bei Vögeln mit rund 200 detaillierten Literaturangaben).

6. Änderungen der Stoffwechselleistung

Als Anpassungsstrategie kann auch die Höhe der Stoffwechselleistung verändert werden. Bei langandauernder Kälte (z.B. Winter) kann so z.B. der verstärkte Wärmeverlust durch eine (längerfristige) Erhöhung des Grundumsatzes ausgeglichen werden. Dieser Mechanismus benötigt allerdings auch mehr Energiezufuhr und ist deshalb nur für solche Arten interessant bzw. durchführbar, die genügend Nahrung auch in den Wintermonaten finden. Vor allem Kleinvögel, die allein durch eine Verbesserung der Isolation (die natürlich begleitend auftritt) wenig ausreichen können, tritt diese Strategie in Kraft. Größere Vögel entwickeln i.d.R. eine stark verbesserte Isolation (Fett, Federkleid, andere Durchblutung, Verhaltensweisen etc.) und können so auf eine energieintensive Erhöhung des Umsatzes verzichten. Beim Schneehuhn *Lagopus lagopus* erlaubt dieser Effekt im Winter sogar niedrigere Umsatzraten als im Sommer (vgl. Abb. 6.1 bis 6.3 und Tab. 6.1). Allerdings gibt es von dieser Regel vielfältige Ausnahmen. In Tab. 6.1 sind einige dieser Akklimatisationserscheinungen aufgeführt.

Eine typisch kurzfristige Erscheinung ist die in Kapitel 5 schon angesprochene Absenkung der Körpertemperatur, die ja eine direkte Folge einer abgesenkten Stoffwechselleistung darstellt. In Tab. 5.1 sind die energetischen Effekte deutlich gemacht. Hier wird also zur Energieersparnis der Stoffwechsel unter kurzfristiger Energiebelastung (Hunger, Kälte etc.) reduziert.

Unabhängig von den oben genannten „akklimativen“ Veränderungen gibt es generelle, genetische, evolutiv fixierte Grundvoraussetzungen des Energieumsatzes (Adaptationen). So korreliert der Grundumsatz ziemlich gut mit dem Klima, in dem der entsprechende Vogel vor allem vorkommt. Der Umsatz wird um so höher, je kälter die Region ist. Am niedrigsten sind die Werte bei tropischen Arten. Im Mittel verändert sich der Umsatz um rund 1 % pro Breitengrad. Nichtsdestoweniger gibt es natürlich auch hier zahlreiche Faktoren aus dem Lebensbereich des Vogels, die diesen Effekt überlagern können.

(Literatur im Kapitel 3 und in Tab. 6.1)

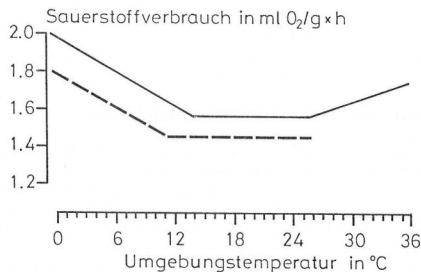


Abb. 6.1. Die Abhängigkeit des nächtlichen Sauerstoffverbrauchs (10-h-Mittelwerte) von der Umgebungstemperatur und der Temperaturkonditionierung bei der Dohle *Corvus monedula*.

Auf +22 °C konditionierte Vögel: durchgezogene Linie; auf +5 °C konditionierte Dohle: gestrichelte Linie. Vgl. dazu auch Tab. 6.1 und Tab. 4.1. Aus Prinzinger (1976).

7. Ernährung und Nahrungswahl

7.1 Hyperphagie

Zugvögel zeigen als Anpassung an die besonderen energetischen Anforderungen des Zuges, noch ehe die Wegzugperiode beginnt, eine verstärkte Nahrungsaufnahme: Hyperphagie. Sie liegt bei den meisten Arten bei etwa 25-30 % (maximal bis 40 %). Die Hyperphagie ist die wichtigste Grundlage der migratorischen Fettdeposition und dient der Anlage von Energiereserven für den Zug. Fett ist, wie bereits erwähnt, der wesentlichste Treibstoff für die Wanderung. Das plötzliche Fettwerden sowie die erhöhte Nahrungsaufnahme von Vögeln zur Zugzeit sind den Vogelhaltern seit Jahrhunderten bekannt. Welche Mengen an Fett durch Hyperphagie angelagert werden können, ist im Kap. 10 dargelegt. Die Hyperphagie erfolgt dabei weniger durch größere Einzelmahlzeiten, als vielmehr durch eine kontinuierlich längere Nahrungsaufnahme.

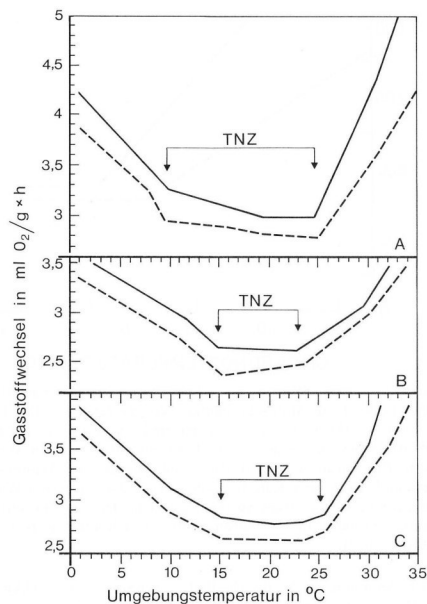


Abb. 6.2. Die Abhängigkeit des nächtlichen Sauerstoffverbrauchs (10-h-Mittelwerte) von der Umgebungstemperatur und der Akklimatisation beim Fichtenkreuzschnabel *Loxia curvirostra*.

Die Pfeile markieren die Grenzen der Thermoneutralzone. Gestrichelt: aufgetretene Minimalwerte; durchgezogene Linie: Mittelwerte. A: kaltakklimatisierte Vögel; B: warmakklimatisierte Vögel; C: Mittelwert aus A und B. Aus Prinzinger & Hund (1975).

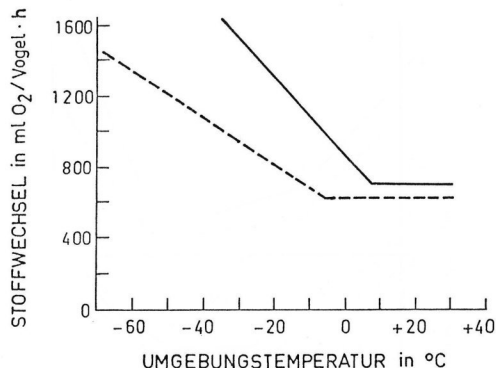


Abb. 6.3. Umsatz im Winter (gestrichelte Linie) und Sommer (durchgezogene Linie) beim Moorschneehuhn *Lagopus lagopus*. Ein besser isolierendes Federkleid, Fettanlagerungen und eine geringere periphere Durchblutung bewirken eine bessere Isolation mit geringeren Wärmeverlusten. Der Umsatz kann dadurch im nahrungsärmeren Winter sogar absinken und steigt unter Kältebelastung wegen der geringeren Wärmedurchgangszahl nicht so stark an (vgl. Tab. 4.1). Dies ist eine sinnvolle Anpassung, da damit in der nahrungsarmen Zeit Energie gespart wird. Nach West (1972).

Tab. 6.1. Änderung der Stoffwechselhöhe bei warm- und kaltakklimatisierten Vögeln (sofern in den Fußnoten nicht anders angegeben, jeweils in $J/g \cdot h$). Die Bedingungen der Akklimatisation und der Datenerfassung variieren ganz erheblich, so daß die dargestellten Werte nur mit starken Einschränkungen miteinander vergleichbar sind. Aus diesem Grund ist auch eine detaillierte Literaturangabe aufgeführt. Ganz allgemein kann aber festgestellt werden, daß der Umsatz bei Kälteakklimatisation steigt. Die „Differenz“ gibt die relative Veränderung der Kaltwerte gegenüber den Warmwerten wieder. Alle %-Werte gerundet.

Art	Warmwert	Kaltwert	Differenz
Hausgimpel ¹ (<i>Carpodacus mexicanus</i>)	310	336	+ 8 %
Hausperling ² (<i>Passer domesticus</i>)	129	181	+ 40 %
Fasan ³ (<i>Phasianus colchicus</i>)	14,2	16,8	+ 18 %
Rebhuhn ³ (<i>Perdix perdix</i>)	22,0	28,4	+ 29 %
Birkenzeisig ⁴ (<i>Carduelis flammea</i>)	80,3	120,9	+ 51 %
Moorschneehuhn ⁵ (<i>Lagopus lagopus</i>)	23,7	21,2	- 11 %
Goldzeisig ⁶ (<i>Spinus tristis</i>)	84,8	93	+ 10 %
Kanariengirlitz ⁷ (<i>Serinus canaria</i>)	210	267	+ 26 %
Grünfink ⁷ (<i>Carduelis carduelis</i>)	206	295	+ 44 %
Weißbrauen-Sericornis ⁸ (<i>Sericornis frontalis</i>)	62,6	77,2	+ 23 %
Fichtenkreuzschnabel ⁹ (<i>Loria curvirostra</i>)	52	60	+ 15 %
Dohle ¹⁰ (<i>Corvus monedula</i>)	31	28,4	- 8 %
Abendkernbeißer ¹¹ (<i>Hesperiphona vespertina</i>)	-	-	+ 44 %
Hausperling ¹² (<i>Passer domesticus</i>)	-	-	+ 21 %
Haustaube ¹¹ (<i>Columba livia</i>)	-	-	+ 49 %
Star ¹³ (<i>Sturnus vulgaris</i>)	166	230	+ 28 %
Birkhuhn ¹⁴ (<i>Lyrurus tetrix</i>)	6,5	8,2	+ 26 %

1 Maximale Stoffwechselraten (Dawson et al. 1983). 2 Existenzumsatz in Nordamerika; Mittelwerte aus Manitoba bis Florida (Kendeigh & Blem 1974). 3 Grundumsatz (Deane & Hayward 1975). 4 Tagmessung im Dunkeln (West 1972a). 5 Sehr unterschiedliche Meßbedingungen: tags/nachts, vgl. Abb. 6.3 (West 1972b). 6 Grundumsatz (Dawson & Carey 1976). 7 Werte in J pro m^2 und h (Gallino 1969). 8 Ambrose & Bradshaw (1988). 9 Thermoneutralzone; vgl. Abb. 6.2 (Prinzinger & Hund 1975). 10 Thermoneutralzone; vgl. Abb. 6.1 (Prinzinger 1976). 11 Hart (1962). 12 Barnett (1970). 13 Durchnährte Vögel (Lustick & Adams 1976). 14 Angaben in W/kg (Rintamäki et al. 1983).

7.2 Änderungen in der Assimilationseffizienz

Unter Energiemangelbedingungen (Hunger, Fasten, Jungenaufzucht, Wachstum, Fettanlagerung etc.) kann die energetische Ausnutzung der Nahrung (Assimilationseffizienz) deutlich verändert werden. Bei der Gartengrasmücke (*Sylvia borin*) ist z.B. während der Depotfettbildung die Assimilationseffizienz um etwa ein Drittel erhöht. Bei Mausvögeln (*Colius striatus*, *C. castanotus*, *Urocolius indicus*, *U. macrourus*) wird die Assimilationseffizienz nach Torpor, der durch Hungern ausgelöst wurde, im Mittel um 22,5 % erhöht (Bereich der Steigerung: 6-46 %). Beim Moorschnepfen *Lagopus lagopus* steigt die Effizienz in der Mauser von 68,5 auf 73,4 %. Verschiedene Eulen halten die Nahrung unter Futtermangelbedingungen länger im Verdauungskanal und nutzen sie so besser aus. Wachsende Schnee-Eulen (*Nyctea scandiaca*) haben eine höhere Assimilationseffizienz als erwachsene Vögel (94,3 zu 81 %). Aus welchen Gründen eine möglichst hohe Effizienz nicht auch außerhalb solcher Energiemangelsituationen stattfindet, dürfte wohl darin liegen, daß sich bei normaler Ernährungslage der dafür erhöhte Aufwand nur bedingt lohnt. Sicher ist allerdings die Assimilationseffizienz ein wichtiger Weg der Kontrolle und Steuerung der Energieaufnahme nicht nur bei Vögeln.

7.3 Änderungen in der Nahrungswahl

Je nach physiologischen Anforderungen können sich Vögel spezifisch Futter aussuchen, das ihren Bedürfnissen optimal entspricht. Am auffallendsten ist vielleicht der weitverbreitete zusätzliche Verzehr von Früchten und Beeren bei Vogelarten, die sich normalerweise animalisch ernähren, zur Zeit der Depotfettbildung. Früchte und Beeren sind in dieser Hinsicht eine besonders geeignete Nahrung: Meist sind sie in großen Mengen erreichbar und ihr hoher Kohlenhydratanteil begünstigt die Depotfettbildung (Lipogenese). Zudem sind sie meist leicht verdaulich. Allerdings ist noch ungeklärt, ob bei ausreichender bzw. im Überschuß angebotener animalischer Nahrung diese Präferenz erhalten bleibt. Unbestritten ist allerdings, daß Früchte-/Beerennahrung die Depotfettbildung wesentlich steigert. In diesem Zusammenhang muß auch die Nutzung von Nektar genannt werden, den einige Vogelarten zumindest im Nahen Osten und Mittelmeerraum (Israel) auf dem Zug doch regelmäßig zu sich nehmen. Kaum ein Nahrungsstoff ist so leicht verdaulich und so wenig belastend. Es sei am Rande noch erwähnt, daß viele Vögel, die sich normalerweise vegetarisch ernähren, in der Phase der Jungenaufzucht vermehrt bis ausschließlich proteinreiches Futter suchen und auch selbst fressen

(Eibildung!).

Im Labor konnte zudem an Gartengrasmücken mit halbsynthetischer Nahrung gezeigt werden, daß Vögel in der Lage sind, aus isokalorischen Nahrungsangeboten u.U. diejenigen mit höherem Fettgehalt, d.h., die Stoffe mit höherer Energiedichte, auszuwählen. Ähnliches kennt man vom Birkenzeisig (vgl. dazu 4.2.5/1). Insgesamt ist allerdings das Problem der geänderten Präferenzen für verschiedene Nahrungsstoffe und ihre letztendlichen Gründe noch sehr umstritten.

7.4 Spezifisch dynamische Wirkung der Nahrung (SDW) (Nahrungsbedingte Thermogenese)

Normalerweise produziert der Organismus beim Abbau der Nahrung Energiespeicher, die er für nachfolgende energieverbrauchende Prozesse verwenden kann. Diese Speicher sind chemischer Natur und bei praktisch allen Organismen in der Regel das Adenosin-Tri-Phosphat ATP, das aus Adenosin-Di-Phosphat ADP hergestellt wird. Nicht alle Energie, die bei der Verbrennung von Nahrung frei wird, kann aber in Form von Energieäquivalenten (ATP-Produktion) zwischengespeichert werden. Daraus resultiert, daß ein Teil der in der Nahrung vorhandenen Energie in Form von Wärme „verloren“ geht. Man kann sich dies vergleichbar mit einem Automotor vorstellen, der neben seiner reinen Arbeitsleistung auch eine große Menge an Wärmeenergie ungenutzt nach außen hin abgibt. Diese „Abfallwärme“ können endotherme (warmblütige) Tiere natürlich u.U. zur Aufrechterhaltung ihrer hohen Körpertemperatur nutzen. Der Grad der für die ATP-Produktion nutzbaren Energie ist dabei stark von der eingesetzten Energiequelle abhängig. Je nachdem, ob Kohlehydrate, Fette oder Eiweiße zur Verfügung stehen, müssen folgende kalorische ATP-Äquivalente (bezogen auf die physikalischen Brennwerte des jeweiligen Nahrungsstoffes) für die Produktion von 1 mol ATP aufgebracht werden (aus Wieser 1989):

Nahrungsstoff	kJ/mol ATP
Glykogen (tierische Stärke)	70,8
Kohlenhydrate (Molmasse 162)	72,7
Fette (Molmasse 891)	75,6
Proteine (Mittel aus Kasein, Myosin, Ovalbumin)	88,2

Es muß dabei erwähnt werden, daß es sich dabei um Durchschnittswerte handelt, die je nach Nahrung und Tierart sehr unterschiedlich sein

können. Nimmt man jetzt das Glykogen als Basis (100 %) und fragt, wieviel Energie man zuführen muß, um 100 kJ Glykogen-Umsatz durch einen der anderen Nahrungsstoffe zu ersetzen, kommt man zu folgenden Werten:

Nahrungsstoff	kJ/100 kJ Glykogen-Umsatz
Glykogen	100,0
Kohlenhydrate	102,7
Fette	106,8
Proteine	124,6

Konkret bedeuten diese Zahlen, daß bei Eiweißumsatz rund 25 % (bis 40 %), bei Fettumsatz rund 7 % (bis 10 %) und bei Kohlenhydratstoffwechsel rund 3 % (bis 4 %) u.U. als Wärme verloren gehen, d.h. nicht in die ATP-Produktion eingehen. Für diese spezifisch-dynamische-Wirkung der Nahrung lassen sich z.B. für die Eiweiße u.a. folgende Gründe anführen:

Bei allen Ausscheidungen von Stickstoff in Form von Harnstoff und Harnsäure (nicht in Form von NH_3) wird (z.B. durch die oxydative Desaminierung) Energie frei, die nicht genutzt werden kann (2 ATP pro N-Atom). Nicht alle Kohlenstoffketten von Aminosäuren (Eiweißen) können vollständig oxydiert werden. Einige oxydative Abbauprozesse von Aminosäuren führen nicht zur Bildung von ATP (z.B. Hydroxylierung von Phenylalanin zu Tyrosin, Oxydation von Cystein-Sulphydryls zu Sulfat, etc.).

Wichtig ist zu erwähnen, daß in die SDW allerdings nicht die zusätzlichen Aufwendungen für die generelle Verdauungsarbeit mit eingehen, die den Stoffwechsel insgesamt dann um bis zu 100 % erhöhen können (s.u.).

Natürlich hat sich der (warmblütige) Organismus diesen SDW-Effekt schon lange nicht nur passiv, sondern aktiv zunutze gemacht (s. auch „Braunes Fett“). Auch bei Kälte (Umgebungstemperaturen unterhalb der unteren kritischen Temperatur; s. Kap. 3/I und Abb. 8/I) muß ja zusätzliche Wärme produziert werden, um Wärmeverluste an die Umgebung auszugleichen. Diese kälteinduzierte Thermogenese kann nun u.U. durch eine nahrungsbedingte Thermogenese durch die SDW unterstützt oder gar ersetzt werden. Dieser Effekt ist schon lange bekannt (Rubner 1910): Während im Bereich der Thermoneutralzone der Energieverbrauch eines sattten Menschen fast doppelt so hoch ist, wie bei einem nüchternen, ist der Umsatz bei +4 °C ungefähr gleich hoch, d.h.,

daß in Kälte die nahrungsbedingte Thermogenese die Rolle der kälteinduzierten Thermogenese übernommen hat. Diesen Beitrag der spezifisch dynamischen Wirkung der Nahrung zur Thermoregulation konnte man erwartungsgemäß auch bei einigen Säugern und inzwischen auch bei Vögeln nachweisen. Bei ausreichender Verfügbarkeit wäre also eine Proteinernährung mit ihrem hohen SDW-Effekt die Ernährung erster Wahl bei niedrigen Umgebungstemperaturen. Allerdings muß auch beachtet werden, daß daneben auch Aspekte wie Energiedichte, die schon erwähnte Verfügbarkeit, die Verdaulichkeit u.a. Parameter mit beachtet werden müssen.

(Bairlein 1985a,b, 1990, Baudinette, Gill & O'Driscoll 1986, Berthold 1971, 1975, 1976, Ferns 1975, Herrera & Jordano 1981, Krebs 1960, 1964, Martin 1968, Meinenberger & Dauberschmidt 1992, Millward, Holliday, Bates, Dalal, Cox & Heard 1978, Ricklefs 1974, Rubner 1910, Simek 1975, 1976, Snow & Snow 1988, Stalmaster & Gessaman 1982, Tallas & White 1986, Webster & Weathers 1990, Wieser 1986, 1989).

8. Kältezittern

Eine Form der physiologischen Temperaturregulation ist das Kältezittern. Es handelt sich dabei um unwillkürliche, tonische (alleinige Änderung der Muskelspannung) oder rhythmische Muskelaktivität bei einem stärkeren Temperaturabfall des Körpers oder zur Erwärmung eines abgekühlten Organismus bei einem Aufwachvorgang (Winterschlaf, Torpor etc.). Dieses Verhalten kommt nicht nur bei Endothermen vor, sondern auch bei vielen Insekten: so z.B. bei Bienen zur Regulation der Stocktemperatur, einigen Schmetterlingen, Hummeln und Käfern zur Erwärmung vor dem Flug („Pumpen“) usw. So können auch diese Insekten dadurch Körpertemperaturen von knapp unter +46 bis +47 °C erreichen. Bei Vögeln und Säugern zieht caudalwärts von den zentralen Schaltstellen der Temperaturregulation (im hinteren Hypothalamus des Zwischenhirns) die sogenannte „Zentrale Zitterbahn“ zu den Kerngebieten des motorischen Systems, die das Kältezittern auslösen und aufrechterhalten. Energetisch gesehen ist das Kältezittern unökonomisch, da neben der Wärmeproduktion die konvektiven Wärmeverluste zunehmen. Zudem ist natürlich die Willkürbewegung gestört.

Kältezittern wird normalerweise in Form kurzer Kontraktionsschübe der Unterhautmuskulatur manifest. Äußere Arbeit wird dabei nicht geleistet. Tonisches „Zittern“ ist nicht nach außen sichtbar - trägt aller-

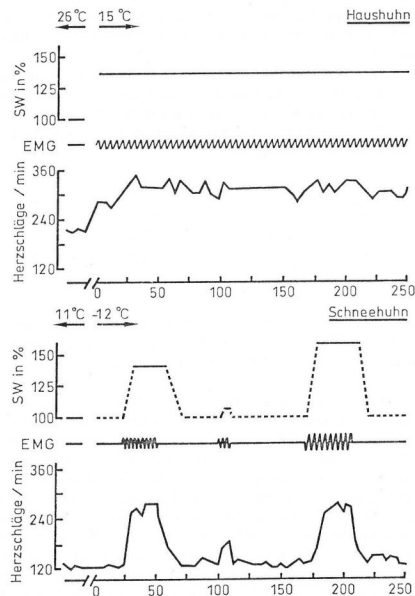
dings auch nur sehr wenig zur Wärmeproduktion bei (maximal 7-10 %). Außerdem scheint der erhöhte Tonus regelmäßig von richtigem Kältezittern gefolgt zu werden, so daß man annimmt, es handle sich beim Tonuszittern lediglich um eine beginnende Phase des eigentlichen Kältezitterns. Normalerweise tritt Kältezittern in Schüben auf, deren Länge und Intensität mit den Wärmebedürfnissen des Organismus direkt korrelieren. Zu Beginn steht leichter Muskeltremor.

Wärmeproduktion durch Kältezittern konnte bisher bei allen Vögeln, die danach untersucht wurden, gefunden werden. Dieses Verhalten tritt zudem mit als erstes thermoregulatorisches Phänomen in der Ontogenese auf. Der wichtigste wärmeproduzierende Muskel ist der Brustmuskel, der zwischen 15 bis 25 % der Körpermasse ausmacht. Die elektromyographische (EMG) Aktivität dieses Muskels steigt mit fallender Umgebungstemperatur, und es gibt eine klare Beziehung zwischen der EMG-Aktivität und dem Sauerstoffverbrauch und damit der Wärmeproduktion. Vögel unterschiedlicher Lebensräume sind zudem unterschiedlich gut in der Fähigkeit zum Kältezittern angepaßt (Abb. 8.1). Das Schneehuhn kann auf diese Weise seinen Ruheumsatz bei einer Umgebungstemperatur von -10 bis -15 °C auf 146 % steigern, wobei es 16 % der Zeit Kältezittern zeigt. Die Effektivität dieses Verhaltens zeigt sich u.a. auch darin, daß die Hauttemperatur unter diesen Bedingungen nach jedem Kältezitternburst (mittlere Dauer rund eine halbe Minute mit einer Pause zum nächsten von rund 3 Minuten) nur um 0,13 °C ansteigt; d.h., daß die produzierte Wärme sehr wirkungsvoll in die zentralen Körperbereiche abgeführt wird. Tauben können ihren Umsatz um über 500 % durch Zittern steigern.

(Hill & Campbell 1922, Swift 1931, Hemingway & Stuart 1963, Burton & Bronk 1937, Blaxter 1989, Aulie 1976, Steen & Enger 1957, Hart 1957, 1962, West 1962, 1965, Hissa & Palokangas 1970, Review von Kleinbeckel & Klumann 1992, vgl. auch unter Kap. 9).

Abb. 8.1: Sauerstoffverbrauch als Stoffwechsel in % (100 = Ruheumsatz), elektromyographische Aktivität (EMG) und Herzschläge pro Min. bei einem arktischen Vogel (Schneehuhn *Lagopus lagopus*) und einem tropischen Vogel (Haushuhn *Gallus domesticus*) im Vergleich. Umgebungstemperatur bei der eigentlichen Messung: -12 °C; Haltungstemperatur bis zum Meßbeginn (Zeitpunkt „0“): +11 °C beim Schnee-

huhn und +15 bzw. +26 °C beim Haushuhn (*Gallus domesticus*). Deutlich zeigt sich die unterschiedliche Anpassung beider Vögel. Das Schneehuhn muß selbst bei -12 °C nur schubweise zittern, um seine Körpertemperatur aufrecht zu halten, während das Haushuhn schon bei +15 °C kontinuierlich zittert und dabei Stoffwechsel, Herz und Kreislauf ungleich stärker belasten muß. Bei beiden Vögeln erhöht sich der Stoffwechsel durch dieses Verhalten um rund 35% (Aulie 1976).



9. Zitterfreie Thermogenese und Braunes Fett

Bei einer Reihe von Säugetieren hat man schon früh festgestellt, daß es neben dem Kältezittern eine weitere Art der Wärmeproduktion geben muß, die nicht an muskuläre Aktivität gebunden ist = Zitterfreie Thermogenese. Diese Art der Wärmeproduktion tritt auch bei vielen Neugeborenen (inkl. Mensch) auf, die im Adultstadium (nur) zittern. Bei Säugern tritt zitterfreie Thermogenese auch bei curarisierten Tieren (Muskulatur lahmegelegt) auf, während dies bei Vögeln nicht zu beobachten war, woraus man schloß, daß sie bei dieser letzteren Endothermengruppe fehle.

Zitterfreie Wärmeproduktion kann seine Ursache in einer Erhöhung des Stoffwechsels durch verschiedene Faktoren haben: Einflüsse von Hormonen (Thyroxin und Adrenalin erhöhen z.B. den Umsatz), zusätzliche Futteraufnahme, Änderung der Nahrungsausnutzung, spezifisch dynamische Wirkung der Nahrung etc..

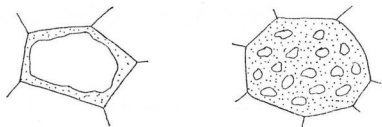


Abb. 9.1. Stark schematisierte Fettzellen: Links unilokuläres, weißes Fett; rechts multilokuläres, braunes Fett. Genauere Darstellungen z.B. in Freeman (1971), Jansky (1971), Sjöstrom (1982).

Bei den Arten, wo zitterfreie Thermogenese beobachtet wurde, ist ein Hauptsitz dieser Wärmeproduktion ein spezielles Fettgewebe: das Braune Fett. Dieses Fett ist neben seiner braunen Farbe dadurch charakterisiert, daß es multilokulär aufgebaut ist (Abb. 9.1) und viele Mitochondrien enthält. Die Atmungsenzyme (Cytochrom-Oxydase) in diesen Mitochondrien sind für die charakteristische Färbung verantwortlich. Braunes Fett ist vor allem intrascapulär und in der cervicalen Region konzentriert und kann beim neugeborenen Säuger bis zu 5 % der Körpermasse ausmachen. Es kommt sicher bei folgenden Gruppen vor: Nager, Hasenartige, Raubtiere, Fledermäuse und Primaten. Bei der Gruppe der Artiodactyla findet man es nur bei Neugeborenen. In der oben beschriebenen

Ausprägung fehlt es bei Vögeln, aquatischen Säugern und vermutlich bei Marsupialiern (nur einige Arten?). Allerdings haben viele Jungvögel genau an den Stellen, wo bei Säugern braunes Fett vorkommt, (weiße) Fettablagerungen (vgl. Abb. 10.4). Neuere Untersuchungen (Saarela et al. 1989) diskutieren deshalb, inwieweit diese Fettsorten in gewissem Umfang multilokulär sind und auch die übrigen Eigenschaften mit dem Braunen Fett teilen, also der zitterfreien Thermogenese dienen. Nähere Untersuchungen dazu fehlen.

Während Kälteakklimatisierung erhöht sich sowohl die Masse an Braunem Fett (bis zum 2-fachen) als auch ihr Cytochrom-Gehalt (bis zum 7-fachen). Über die Biochemie der Wärmeerzeugung weiß man inzwischen gut Bescheid (nach Styrr 1990): Sie läuft an der inneren Mitochondrienwand ab. Normalerweise werden hier über Protonengradienten Elektronen transportiert, was mit der Bildung von ATP gekoppelt ist. Entkoppelt man diese beiden Vorgänge (Kurzschluß im Protonengradienten), wird statt ATP Wärme gebildet (siehe spezielle Lehrbücher der Biochemie). Bei Tieren mit Braunem Fett enthält die innere Membran viel Thermogenin, das man auch als "uncoupling protein" bezeichnet. Es ist ein Dimer aus 33-kD-Einheiten, das der ATP-ADP-Translokase ähnelt. Das Thermogenin bildet einen Nebenweg für den Protonenfluß vom Cytosol zur Matrix. Im Prinzip erzeugt es Wärme durch einen Kurzschluß der mitochondrialen Protonenbatterie. Dieser Energie freisetzende Seitenweg für die Protonen wird durch freie Fettsäuren aktiviert, die auf ein Hormonsignal hin aus Triacylglycerinen abgespalten werden. Die zu den Aronstabgewächsen zählende Stinkwurz verwendet einen ähnlichen Mechanismus, um ihre Blütenkolben aufzuheizen und dadurch die Freisetzung von Duftmolekülen zu erhöhen, die Insekten zur Befruchtung ihrer Blüten anlocken.

Auch das Kältezittern wird im übrigen durch Fett(säuren) energetisch "gespeist". Eine Erhöhung der N-Ausscheidung, die auf vermehrte Proteinverbrennung schließen ließe, kann man nicht finden.

(Cottle & Carlson 1956, Arieli et al. 1970, Barr et al. 1985, 1986, Clara 1923, 1929, Dawkin & Hull 1965, Foster & Frydman 1978, Freeman 1971, Hart 1962, Heldmaier et al. 1985, Heldmaier 1971, Heller et al. 1985, Hull & Segall 1965, Jansky 1961, 1971, 1973, Johnston 1971, Leclercq 1984, Mc Graham et al. 1959, Murrish & Guard 1973, Nicholls & Locke 1983, Oliphant 1983, Pond & Mattacks 1985, Pospisilova & Jansky 1976, Rothwell & Stock 1979, 1985, Saarela & Heldmaier 1987, Saarela et al. 1989, Sellers & Scott 1954, Sjöstrom 1982, Smith & Horowitz 1969, Steen & Enger 1957, Styrr 1990, Wallis 1979, West 1962, 1965, 1972, West et al. 1968).

10. Energiespeicher

10.1 Allgemeines

Wichtig für den Energiehaushalt und die Thermoregulation ist, daß in einem gewissen Umfang Energie gespeichert werden kann. Echte Speicherstoffe sind Zucker (Kohlenhydrate) und weißes, unilokuläres Fett (Lipide und Triglyceride im weitesten Sinne). Eiweiße sind nur Notfall-Speicherstoffe. Zucker (Glukose) und tierische Stärke (Glykogen) sind typische Kurzzeitspeicher. Fette sind typische Langzeitspeicher.

Glukose findet sich in geringen Mengen im Blut. Die mittlere Konzentration beträgt zwischen 150-300 mg/dl Blut (im Mittel tagsüber rund 200 mg/dl; die Werte schwanken sehr stark mit der Größe und Aktivität der Tiere). Geht man z.B. davon aus, daß der Blutgehalt bei Vögeln rund 10 % (Schwankungsbreite 3-13 %) der Körpermasse ausmacht, heißt das, daß ein Vogel von 50 g rund 5 g Blut und damit rund 100 mg Glukose im Blutplasma gespeichert hat. Dies entspricht einem Energiewert von ca. 2 kJ. Diese Energiemenge reicht wiederum aus, um für maximal ca. 1 Stunde den Grundumsatz zu liefern. Beim Menschen liegen die Werte etwa wie folgt: In 3 l Plasma sind rund 3 g Glukose enthalten, was ca. 60 kJ entspricht. Bei 60 kg Körpermasse reicht dies für etwa 10 Min. Umsatz aus. Neben dem Blut findet man Glukose allerdings auch in der extrazellulären Flüssigkeit. Diese Menge liegt um etwa das 4- bis 5-fache höher und erlaubt entsprechend längere Umsatzeiten. Es zeigt sich also deutlich, daß Glukose nur für maximal einige Stunden als Reservestoff verfügbar ist.

Glykogen findet man vor allem in der Leber und in der Muskulatur. Je nach Vogelart kann dieses Kohlenhydrat von unter einer Stunde bis zu mehreren Tagen als Energielieferant dienen. Genauere Untersuchungen fehlen hierzu. Beim Menschen liegt der Lebergehalt (Masse 1600 g) bei etwa 4-5 %, was im Mittel rund 80g Glykogen oder 1400 kJ ausmacht. Diese Menge reicht immerhin für 280 Min. Energieumsatz aus. Die Werte können aber bis zum Doppelten gesteigert werden (150 g Glykogen/Leber). Weitere Glykogenspeicher sind die Muskulatur (Mensch ca. 150 g Glykogen gesamt in der Muskulatur) sowie die Niere und das Herz (beide bestehen bis zu 0,8 % aus Glykogen). Ähnliche Verhältnisse gelten sicher auch für andere Säuger und die Vögel.

Tab. 10.1: Fettgehalt verschiedener Fleischsorten; alle Angaben in % (Kleiber 1967):

Ente	29	Reh	6
Gans	32	Rind	9-31(Mittel 21)
Huhn	11	Schwein	15-32
Hase	5	Wal	1,4
Kalb	11	Mensch (normal)	15

Tab. 10.2: Fettgehalt verschiedener Organe des Menschen in % (Kleiber 1967):

Organ	Anteil an der Körpermasse	Fettgehalt
Muskel	43	7,5
Skelett	18	10,0
Blut	7	0,6
Haut	26	15,0
Gehirn	2	12,6
Leber	3	21,3
Darm	2	6,5
Lunge	1,5	1,7
Niere	0,5	5,2
Herz	0,5	8,3
Milz	0,2	3,0
Pankreas	0,1	10,5
Schilddrüse	—	4,4
Hoden	—	4,5

Typische Langzeitspeicher sind Fette. Sie finden sich in größeren Mengen vor allem in der Unterhaut, der Leber und praktisch allen wichtigen Organen (Ausnahme mit sehr geringen Mengen z.B. die Lunge vgl. Tab. 10.1/2). Vor allem für den Zug müssen Vögel z.T. erhebliche Energiemengen vorher als Fett anlagern (Tab. 10.3). Z.T. zeigen sie dabei deutliche Präferenzänderungen in der Nahrungswahl. Nahrung mit erhöhtem Fettgehalt wird bevorzugt. Fett hat dafür den Vorteil, daß es der energiedichteste Nahrungsstoff ist (im Mittel rund 38 kJ/g; etwa gleicher Energieinhalt wie 1 g Benzin). Zudem liefert es bei der Verbrennung viel Oxydationswasser (rund 1 ml pro g Fett) und verbrennt ohne nierenbelastende Rückstände zu reinem Wasser und Kohlendioxyd. Die Fetтанlagerung erfolgt i.d.R. durch Hyperphagie und eine verbesserte

(bis über 20 %) Effizienz in der Nahrungsausnutzung. Im folgenden einige konkrete Beispiele (vgl. Abb. 10.1 und 10.2):

Sibirische Weidenmeisen (*Parus montanus*) können tagsüber bis zu 7,5 % Fett anfressen, um die kalte Winternacht zu überdauern. Beim Birkenzeisig (*Carduelis flammea*), der sich von fettreichen Samen ernährt, liegt die entsprechende Menge bei rund 11,8 %. Auch Kolibris und Nektarvögel (beide verbrauchen sehr viel Energie) bauen im Laufe des Tages bei guter Ernährungslage bis zu 30 % Fette auf, mit denen sie die Nacht ohne größere energetische Probleme überdauern können. Eine Reihe von Jungvögeln werden von ihren Eltern geradezu gemästet, um auf diese Weise eine Art Rucksackverpflegung für die Zeit nach dem Ausfliegen oder für andere Energiemangelzeiten zu bekommen. Dazu gehören z.B. Mauersegler (*Apus apus*). Beim „Guacharo“ (*Steatornis caripensis*) Südamerikas sind die Jungvögel um den 70. Lebensstag so fett, daß die einheimische Bevölkerung Tran aus ihnen gewinnt. Durch Auskochen erhalten sie ein geruchfreies und haltbares Öl. Aus diesem Grunde werden diese Vögel im Englischen auch „Ölvögel“ genannt.

Diese exemplarischen Beispiele sollen genügen, um die z.T. enorme Energie-Speicherfähigkeit und Bedeutung dieser Fette zu demonstrieren. Natürlich wird Fett als Speicherstoff auch für andere Funktionen eingesetzt. Funktionell dient es z.B. zusätzlich als Isolationschicht, als Infektionsschutz, als Schlagschutz und Schmiere und nicht zuletzt auch zum „Ausformen des Körpers“ - vgl. z.B. Stromlinienform bei Pinguinen (vgl. Kap. 9/II), Fischen, Walen und anderen Meeressäugern.

Tab. 10.3: Fettgehalt (Bereiche) bei verschiedenen Vogelarten zu Beginn des Zuges. Angegeben ist der Lipidindex in g Lipid pro g Trockenmasse des Körpers für Kurz- und Langstreckenzieher (nach Blem 1980 u.a.). Die Daten für den Frühjahrs- und Herbstzug sind zusammengefaßt. Während des Herbstzuges sind in der Regel höhere Werte als während des Frühjahrszuges festzustellen.

Vogelart (mittlere Masse in g)	Lipidindex	
	Nichtzieher	Zieher
Kurzstreckenzieher		
Kronwalsänger (12,5) (<i>Dendroica coronata</i>)	0,18 - 0,68	0,55 - 0,84
Baumammer (18,0) (<i>Spizella arborea</i>)	0,17 - 0,43	0,20 - 0,34
Grasammer (21,0) (<i>Passerculus sandwichensis</i>)	0,33	0,77
Junko (21,0) (<i>Junco hyemalis</i>)	0,18 - 0,61	0,41 - 0,44
Weißkehlammer (28,0) (<i>Zonotrichia albicollis</i>)	0,17 - 0,85	0,20 - 0,68
Rotkehlchen (20,0) (<i>Erithacus rubecula</i>)	—	0,33 - 0,47 *
Langstreckenzieher		
Rubinkehlkolibri (3,0) (<i>Archilochus colubris</i>)	—	3,13 - 3,50
Schnäpperwalsänger (10,0) (<i>Setophaga ruticilla</i>)	0,18 - 0,26	0,34 - 1,29
Uferwalsänger (18,0) (<i>Sciurus noveboracensis</i>)	0,13	0,86 - 1,51
Kappenwalsänger (24,0) (<i>Dendroica striata</i>)	—	3,42
Rotaugenvireo (25,0) (<i>Vireo olivacea</i>)	0,15 - 0,28	0,54 - 4,36
Bobolink (45,0) (<i>Dolichonyx oryzivorus</i>)	—	0,87 - 2,73

* Werte bis 0,82 sind bekannt.

Flugleistung des Goldregenpfeiffer
(*Pluvialis dominica*)



Zug: Alaska → Hawaii: 3.800 km (nonstop)
Technische Daten: (Start in Alaska)
Masse 200g (davon 70g Fett)
Flugdauer 88 h (3,5 Tage)
Ø-Geschw. ~43 km/h
Flügelschläge $\Sigma \sim 250\,000$
Pro h - 0,6% Körpermasse
1g Fett $\approx$ 1g Benzin

Abb. 10.1. Fettdepots und Zugflugleistung beim amerikanischen Goldregenpfeiffer *Pluvialis dominica*. Nähere Erläuterungen im Abbildungstext. Schwarz: Brutgebiete; punktiert: Überwinterungsgebiete.

Der amerikanische Goldregenpfeiffer (*Pluvialis apricaria*) zieht nonstop von Alaska nach Hawaii (ca. 3800 km). Bei einer Masse von 200 g hat er 70 g Fett (35 % der Frisch-Körpermasse). Er fliegt rund 88 Stunden mit einer durchschnittlichen Geschwindigkeit von knapp über 40 km/h. Pro Stunde verliert er 0,6 % seiner Körpermasse.

Flugleistung beim Rubinkehl-Kolibri
[*Archilochus colubris*]



Herbstzug: Überquerung des
Golfs von Mexiko: 800 km
Nonstop über Wasser

Technische Daten:
Körpermasse ~4 g
Fettspeicher max. 50% $\Delta \sim 2$ g
Flugdauer 18 h [45 km/h]
Flügelschläge 3,24 Millionen [50/sec]
Reichweite Fett 900-1.100 km

Abb. 10.2. Fettdepots und Zugflugleistung beim Rubinkehlkolibri *Archilochus colubris*. Nähere Erläuterungen im Abbildungstext. Schwarz: Brutgebiete; punktiert: Überwinterungsgebiete.

Der Rubinkehl-Kolibri (*Archilochus colubris*) (Individuen einiger Teilpopulationen) überquert im Herbstzug den Golf von Mexiko. Dabei fliegt er 800 km über freies Wasser. Bei einer Körpermasse von ungefähr 4 g kann er maximal 2 g Fett speichern. Er fliegt rund 18 Stunden und macht dabei rund 3,24 Millionen Flügelschläge (50/sec). Die theoretische Reichweite des Fettes ist 900 bis 1000 km.

Echte Notspeicher sind i.d.R. Eiweiße. Das ist vor allem zunächst Muskeleiweiß, das bei einigen Zugvögeln vor dem Zug vermehrt vor allem im Brustmuskel eingebaut wird. Ob es allerdings primär tatsächlich als Energielieferant dient, ist noch nicht ganz sicher. Daneben kann in extremen Notfällen auch das Bluteiweiß als Energiespeicher dienen. Es macht beim Säuger rund 7 und beim Vogel rund 5 % der Plasmamasse aus. Nehmen wir den Menschen als Beispiel, sind in seinen 3 l Plasma rund 210 g Bluteiweiße, was wiederum 4500 kJ entspricht. Diese Energiemenge reicht rund 15 Stunden. Extremer Abbau von Bluteiweiß (z.B. in der Schwangerschaft oder in Hungergebieten) führt zu einer Störung des kolloidosmotischen Drucks des Blutes und zum Austritt von Wasser ins umgebende Gewebe. Schwangere Frauen bekommen dann „Wasser in die Beine“, hungernde Kinder einen dicken Wasserbauch (Hungerödem). Beim Hungern findet zunächst ein Abbau von Fetten statt. Nach einer bestimmten Zeit wird allerdings nicht mehr eine Reserve nach der anderen verbraucht, sondern die einzelnen Anteile (Zucker, Protein und Fett) werden relativ zueinander abgebaut. Das bedeutet, daß auch ein verhungelter Organismus noch (allerdings sehr geringe Mengen) Fett enthält. Offensichtlich müssen die im Körper vorhandenen Enzyme für die verschiedenen Nahrungsstoffe auf einem Mindestlevel arbeiten, um funktionstüchtig zu sein. Der alleinige Umsatz nur einer Substanz kommt auf jeden Fall auf die Dauer nicht vor. Vielleicht läßt sich dadurch auch der Verbrauch von Muskeleiweiß beim Zug als quasi notwendiges Übel erklären. Extrem hungernde Vögel, auch solche, die sonst kaum Eiweiße verwerten wie Mausvögel, weisen in ihrem Kot hohe (bis ausschließliche) Anteile an Harnsäure auf (weißer, „kalkiger“ Kot), die auf den starken Eiweißabbau hindeutet.

Zu den Energiespeichern müssen natürlich auch „externe“ Nahrungsspeicher der Vögel gezählt werden. Vor allem beim Eichelhäher (*Garulus glandarius*) und Tannenhäher (*Nucifraga caryocatactes*) sind Winterspeicher von Nahrung gemeinhin bekannt. Aber auch andere Arten (z.B. Meisen) können Futterlager für die nahrungsarme Zeit anlegen.

Last but not least sind auch spezielle Organe zur Nahrungsspeicherung vorgesehen. Im Kropf können Vögel je nach Art größere Mengen an Energie speichern. Greife können so z.B. auf einmal umfangreiche Beute komplett aufnehmen und dafür z.T. viele Tage lang aus diesem Vorrat ohne zusätzliche Nahrungsaufnahme leben. Pinguine können mit ihren Nahrungsreserven (im Magen und Vorderdarm) „riesige“ Mengen

an Nahrung ihrem Jungen bringen und wochenlang ohne Futter auskommen. Das Schneehuhn sucht tagsüber intensiv Nahrung und kann so rund 1/6 seiner Körpermasse bis zum Abend im Kropf speichern. Zusätzlich wird Nahrung im großen Blinddarm gespeichert und aufgeschlossen. Sibirische Birkenzeisige speichern bis zu 3 g Nahrung im Kropf (30 % der Körpermasse), bevor sie sich in Schneehöhlen zum Schlaf zurückziehen und hier mit dieser Energiereserve eine Nacht bei einer Umgebungstemperatur von bis zu -67 °C ohne Schwierigkeiten überdauern können. Junge Diamanttäuben (*Geopelia cuneata*) können in ihrem Kropf pro Fütterung beinahe 50 % ihrer Körpermasse aufnehmen. Auch hier ließen sich die Beispiele noch lange fortführen.

10.2. Lage der Fettspeicher und Fettzusammensetzung (aus Berthold 1990):

Die Fettdepots für den Zug werden nahezu im ganzen Körper der Vögel angelegt. Ein Großteil, bei manchen Arten etwa die Hälfte des Fettes, wird subkutan im Fettgewebe der Haut und des Bindegewebes gespeichert. Das geschieht in eigens dafür morphologisch differenzierten Fettkörpern, von denen z.B. die Dachsammer 15 besitzt. Die wichtigsten davon liegen im Gebiet des Schlüssel- und Rabenschlüsselbeins, an den Körperseiten und in der Bauch-, Becken- und Bürzelregion. Diese subkutanen Fettspeicher können sich so stark ausdehnen, daß fast nur noch der zentrale Teil des Brustmuskels frei bleibt und die Vögel wie in ein „Speckhemd“ gekleidet aussehen. Der andere Großteil der Fettdepots wird viszeral angelegt, vor allem in der Bauchhöhle, in der Leber und im großen und kleinen Brustmuskel. Bei der Dachsammer z.B. steigt der Fettgehalt der Leber zur Zugzeit fast auf das Doppelte, im Brustmuskel um die Hälfte.

Das Depotfett der Vögel unterscheidet sich nicht prinzipiell, wenn es für den Zug, für die Brutzeit oder für den Winter gespeichert wird. Es ist bereits bei Zimmertemperatur von weicher Konsistenz, besteht etwa zur Hälfte oder zu zwei Dritteln aus ungesättigten Fettsäuren, vor allem Öl-, Linolen- und Palmitinsäure, und wird in Form von Triglyceriden gespeichert.

Häufige Unterschiede in der Zusammensetzung sind eher artlich bedingt oder durch verschiedenartige Nahrungsaufnahme verursacht, als daß sie auf Unterschiede im Zugverhalten, verschiedene Zugphasen oder dergleichen ausgerichtet wären (siehe auch Berthold 1975).

10.3. Exkurs: Fettleibigkeit, Adipositas, Obesitas und Hungern

Fettsucht kommt zwar im Tierreich unter normalen Bedingungen nicht vor, soll aber hier dennoch als Exkurs kurz angeschnitten werden. Fettleibigkeit ist eine typisch menschliche Eigenschaft. Als Sollgewicht gilt hier i.d.R. die Gleichsetzung:

$$\text{Kilogramm} = \text{Körpergröße in Zentimeter minus } 100.$$

Das Idealgewicht liegt noch um 10 % niedriger.

Die Fettsucht kann den ganzen Körper betreffen (allgemeine Fettsucht oder Korpulenz) oder nur einzelne Körperteile (partielle F. oder Lipomatose. Biologisch-medizinisch gesehen handelt es sich um eine unkontrollierte Anlage von Reservefett (s. vorangegangenes Kapitel). Der Normalgehalt von Fett bei Männern beträgt rund 15 %, bei Frauen rund 20 % und bei „Fetten“ bis 50-70 %.

Während im Normalzustand der Energie-Input dem Energie-Output mehr oder weniger entspricht, wird bei der Fettanlagerung mehr Energie aufgenommen als Energie abgegeben wird. Als Ursache der „unbiologischen“ (pathologischen) Fettanlagerung kommen nur in etwa 5 % der Fälle Hormonstörungen oder verwandte Erkrankungen in Frage z.B. (Cushing-Syndrom: Wucherung der NNR mit erhöhter Glucocorticoid-Produktion). Am häufigsten tritt Fettsucht als Folge von zu hoher Nahrungsaufnahme auf (Wohlstandsfettsucht, Kontrolle der Nahrungsaufnahme gestört). Wer täglich 1 Scheibe Brot zuviel ißt (bei 50 g rund 400 kJ), hat in 15 Jahren rund 2 200 MJ zuviel aufgenommen und dabei theoretisch rund 56 kg Fett produziert. Allerdings kann der gesunde, normale arbeitende Organismus durch eine veränderte Ausnutzung der Nahrung (30-95 %) im Normalfall eine „Überernährung“ durch geringere Ausnutzung der Nahrung kompensieren. Das zeigt sich z.B. deutlich darin, daß der Energieinhalt der aufgenommenen Nahrung beim Menschen z.B. zwar zwischen 4500 kJ und 15000 kJ (über 300 %) schwanken kann, der Energieumsatz sich aber um nur 30-40 % verändert. D.h., daß übermäßig aufgenommene Energiemengen wieder ausgeschieden werden. Dies ist auch bei Vögeln eine bekannte Tatsache (siehe weiter unten).

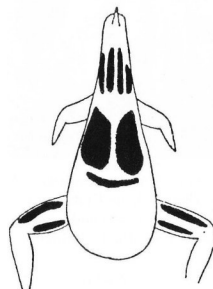


Abb. 10.3. Die Unterhaut-Fettdepots bei einem frisch geschlüpften Huhn *Galus domesticus* von der Bauchseite her gesehen. Diese Fettdepots zeigen allerdings alle Charakteristika von weißem Fettgewebe, sind also nicht mit dem Braunen Fett der Säuger vergleichbar. Erstaunlicherweise liegen diese Fettpolster an den mehr oder weniger gleichen Stellen wie das Braune Fett. Zeichnung aus Freeman (1971).

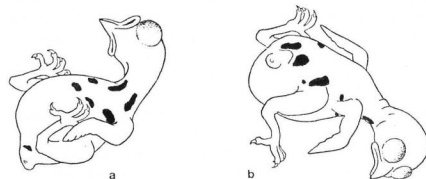


Abb. 10.4. Die Unterhaut-Fettdepots (schwarze Flächen) bei einem frisch geschlüpften Haussperling *Passer domesticus* jeweils schräg von der Rücken- (b) und Bauchseite (a) her gesehen. Ähnliche Depots findet man auch bei jungen Meisen. Nach unpubl. Daten Prinzing.



Abb. 10.5. Zugfette (rechts) und magere (links), Gartengrasmücke *Sylvia borin*. Deutlich ist bei der fetten Grasmücke das helle Unterhautfett an Brust und Bauch zu erkennen, während bei der mageren Grasmücke der dunkelrote Brustmuskel hervortritt. Fotos: Prof. Dr. F. Bairlein.

Beim totalen Hungern (überhaupt keine Nahrungsaufnahme) werden zunächst die Fettenergiespeicher abgebaut. Dann allerdings werden alle übrigen Speicher in einem mehr oder weniger gleichen Verhältnis zueinander verbrannt, so daß ein verhungertes Organismus sich in seiner Zusammensetzung nicht wesentlich von einem „dünnen“, aber normal ernährten unterscheidet (Tab. 10.4). Auch Mausvögel haben nach unseren Befunden, kurz bevor sie in Torpor gehen (nach einer Hungerphase von mehreren Tagen), noch erstaunlich viele Fettreserven im Unterbauchgebiet.

Verfettung im Sinne von Fettsucht kann bei Vögeln (und anderen Tieren) nur künstlich erzeugt werden: Entweder durch spezielle Zuchtwahl und/oder durch gewaltsame Überfütterung. Zur Produktion von Gänseleberpastete werden so z.B. Gänse (z.T. maschinell) gewaltsam mit hoch energiereicher Nahrung gestopft. Durch diese Zwangsfütterung vergrößert sich die Leber zu einem kranken, fettigen Organ, das teilweise ein Mehrfaches seines Normalgewichtes erreicht, wobei der Fettanteil um über das Zehnfache ansteigen kann. Diese Möglichkeit, Gänse im Herbst fett zu machen, geht eventuell auch auf die Zugdisposition der ziehenden Graugansvorfahren zurück.

(Bairlein 1985 a,b, 1990, Blem 1980, Berthold 1971, 1975, 1990, Bezzel & Prinzing 1990, Barr et al. 1985, 1986, Clara 1923, 1929, Carey et al. 1978, Cryer & Van 1985, Evans 1969, Dawson & Hudson 1970, Hannon & Viereck 1962, Hart 1957, 1962, Heller et al. 1985, Hissa & Palonkangas 1970, Hudson & Kinsey 1966, King & Farner 1966, Newton 1969, Schleucher & Prinzing 1991, Prinzing 1981, Kendeigh & Blem 1974, Kleiber 1967, Snow 1961, 1962, West 1962, 1965, 1972, White & West 1977, Yablonkevich 1972, weitere Literatur siehe Kap. 9).

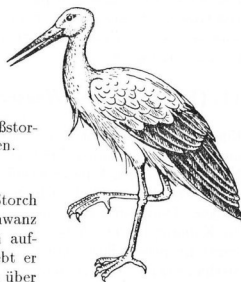
11. (Evaporative) Wasserabgabe

Eine Kombination von ethologischem und physiologischem Mechanismus stellt die Kühlung durch evaporativen Wasserverlust dar. Vögel haben bekanntlich keine Schweißdrüsen und können deshalb nicht auf die gleiche Weise durch richtiges Schwitzen Wärme abgeben wie die Säuger. Trotzdem können sie natürlich Verdunstungsenergie freisetzen, die Kühlung bringt. Neben einfacher (passiver) Diffusion über die gesamte Körperoberfläche kann die Wasserabgabe bei Vögeln durch zwei Mechanismen gesteigert werden: Durch Hecheln oder Kehlflattern. Die meisten Vögel können nur hecheln. Einige Arten können sowohl hecheln als auch kehlflattern (Tauben, Mausvögel, Pelikane, Kormorane, Schwalmvögel, Hühnervögel und viele andere). In Kapitel 4.2.4/1 ist dieser Teilaspekt bereits behandelt worden.

Daneben gibt es weitere Formen, wie über die Wasserverdunstung Energie abgegeben werden kann. Zur Wärmeabgabe können Vögel so z.B. im Wasser stehen (Waldstorch) und/oder baden, was besonders bei hohen Umgebungstemperaturen häufiger vorkommt.

Eine besondere Art „künstlichen Schwitzens“ findet man bei Störchen und den Neuweltgeiern (Truthahgeier *Cathartes aura*, Rabengeier *Coragyps atratus*): Sie können ihre Beine mit einem speziellen, dünnen Kot bespritzen und über die Verdunstungskühlung Wärme abgeben. Je höher die Umgebungstemperatur, um so häufiger zeigt z.B. der Weißstorch *Ciconia ciconia* dieses Verhalten (Abb. 20/1). Früher wurde es übrigens als krankhafter Durchfall bei zu großer Hitze interpretiert, bis man dahinter kam, daß es sich um eine thermoregulatorische Verhaltensweise handelt, die bei niedrigen Umgebungstemperaturen nicht vorkommt. Nach Schulz (1987) läuft dieses Verhalten im Detail folgendermaßen ab:

Abb. 11.1. Typische Haltung des Weißstorches (*Ciconia ciconia*) beim Beinkoten.



„Vor dem Beinkoten richtet sich der Storch hoch auf und drückt dann den Schwanz leicht nach unten, wodurch er noch aufrechter zu stehen scheint. Dann hebt er ein Bein ab, bis sich die Zehen leicht über der Höhe des Intertarsalgelenkes befinden – Tibiotarsus und Intertarsalgelenk des angehobenen Beines sind im Vergleich zum stehenden Bein jetzt etwas nach hinten versetzt (Abb. 11.1). Darauf knickt der Vogel sehr leicht auch im Intertarsalgelenk des stehenden Beines ein und drückt Schwanz und Hinterkörper noch weiter nach unten; der Tibiotarsus des angehobenen Beines kommt dadurch sehr dicht an die Kloake. Gleichzeitig wird weiße, dickflüssige Harnsäure auf das angehobene Bein abgesetzt. Anschließend wird das bekotete Bein wieder auf den Boden gestellt, und der Vogel setzt seine vorherige Aktivität fort. Der ganze Vorgang dauert nicht länger als 1-3 s; die Harnsäure rinnt langsam am Bein nach unten und erstarrt dabei.“

Bei Schulz (l.c.) sind dazu auch schöne Fotos zu finden. Durch Freilegen von federlosen Hautstellen (Apterygien) kann die Wärmedurchgangszahl und die Wasserabgabe an diesen Hautpartien erhöht werden. Der afrikanische 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. Durch Verdunstungskühlung wird dabei ebenfalls überschüssige Wärme abgegeben (Abb. 21/1). Durch Befeuchten werden Jungvögel, aber auch Ge-

lege, durch ihre Eltern vor zu starker Aufheizung in sehr heißen Klimaten geschützt (Wüstenhühner, Störche, Kiebitze u.a.). Das Wasser wird dabei im Brustgefieder herangebracht, das vorher feucht gemacht wurde ("belly-soaking" im englischen Sprachbereich). Dieses Verhalten kommt besonders häufig bei Vertretern der Familie Charadriidae vor, die in tropischen und subtropischen Regionen brüten. Beim Brutwechsel bringt dabei der ablösende Partner Wasser mit, das er vorher durch "belly-soaking" aufgenommen hat. Dies geschieht auf zweierlei Art und Weise: Zum einen geht der Vogel in flaches Wasser und befeuchtet sein Brustgefieder durch einfaches Eintauchen und Treten mit den Beinen. Eventuell wird dabei auch rückwärts gelaufen und der Körper hin und her geschüttelt, wobei das Brustgefieder aufgeplustert ist. Wasser kann aber auch direkt im Flug durch kurzes Eintauchen aufgenommen werden. Der afrikanische Scherenschnabel (*Rynchops flaviiceps*) fliegt knapp übers Wasser und hält dabei seine Füße ins Naß. Das aufspritzende Wasser gelangt dabei auf die Körperunterseite. Entsprechend der thermoregulatorischen Bedeutung dieses Verhaltens findet man es zwischen 10.00 bis 13.00 Uhr am häufigsten. Herrschen niedrige Umgebungstemperaturen und/oder Wind, der die Hitzebelastung verringert, fehlt dieses Verhalten oder wird nur sehr selten gezeigt. Daß dieses Verhalten z.B. beim Scherenschnabel von großer Bedeutung ist, wird dadurch deutlich, daß sein Brutuntergrund durch solare Einstrahlung Temperaturen bis +60 °C aufweisen kann (bei Umgebungstemperaturen von +30 bis +40 °C). In diesem Fall müssen die Eier also eher gekühlt als bebrütet werden. Haustauben (*Columba domestica*) können im übrigen selbst bei dauernd herrschenden Umgebungstemperaturen von +60 °C ohne Probleme brüten. D.h. in diesem Falle natürlich, die Eier auf Bruttemperatur abkühlen, was natürlich nur auf evaporativem Wege möglich ist. Auf der anderen Seite können sie selbst bei -11 bis -15 °C erfolgreich dem Brutgeschäft nachgehen. Sie sind hier wohl die Art mit dem breitesten Umgebungstemperatur-Spektrum, bei dem Brut noch möglich ist. Zurück zum "belly-soaking": Bei folgenden Arten der Gruppen Hoplopterus spp. und Charadrius spp. konnte es z.B. beobachtet werden: Weißkopfkiebitz *Hoplopterus albiiceps*, Gelblappenkiebitz *H. malabarius*, Waffenkiebitz *H. armatus*, Spornkiebitz *H. spinosus*, Stelzenläufer *Himantopus himantopus*, Säbelschnäbler *Recurvirostra avosetta*, Hirtenschnäbler *Charadrius pecuarius*, Dreibandregenschnäbler *C. tricoloris*, *C. dubius*, *C. marginatus*, *C. pallidus* u.a.

In Abb. 11.2 ist gezeigt, wie hoch die evaporative Wasserabgabe bei Vögeln aus verschiedenen Lebensräumen in Abhängigkeit zur Umgebungstemperatur ist.

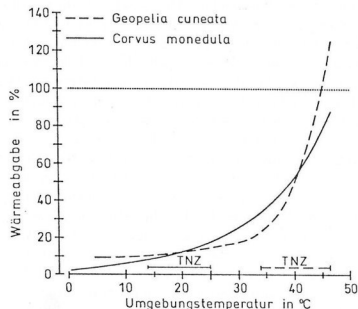


Abb. 11.2. Wärmeabgabe in % der Gesamtwärmeproduktion in Abhängigkeit von der Umgebungstemperatur (°C) bei einer Vogelart aus trockenheißen (Diamanttaube *Geopelia cuneata*) und gemäßigten (Dohle *Corvus monedula*) Lebensräumen. Die punktierte Linie zeigt, ab welchem Punkt 100 % der produzierten Wärmeenergie durch Evaporation wieder abgegeben werden kann. Bei der Diamanttaube ist dieser Bereich viel früher erreicht als bei der Dohle. Der TNZ-Bereich gibt die Thermoneutralzone an und zeigt, wie unterschiedlich adaptiv angepaßt beide Arten sind. Vergleiche dazu auch die Abb. 27/I, die entsprechende Daten vom Braunnackensittich *Corvus corax ruficollis* zeigt, der in der Negev-Wüste lebt. Daten nach Prinzinger (1976) für die Dohle und Schleucher, Prinzinger & Withers (1991) für die Diamanttaube.

Tab. 11.1 gibt entsprechende Werte für eine Reihe von Arten bei einer

definierten (hohen) Umgebungstemperatur in % an. Nach Crawford & Lasiewski (1968) läßt sich der theoretisch kalkulierbare evaporative Wasserverlust EWL (in g pro 24 h) bei 25 °C in Abhängigkeit zur Körpermasse W (in kg) nach folgender Formel berechnen:

$$EWL = 24,6 * M^{0,585}$$

Es muß allerdings darauf hingewiesen werden, daß diese Formel nur grobe Anhaltspunkte liefert. Je nach Art, Ernährung, Lebensbedingungen u.a. Faktoren sind sehr große Abweichungen zu erwarten. In Tab. 11.2 ist angegeben, wie hoch der EWL bei verschiedenen großen Vögeln theoretisch sein würde.

Wie bereits erwähnt, haben Vögel keine Schweißdrüsen in der Haut. Die Evaporation erfolgt so vor allem über die o.g. Mechanismen (Hecheln, Beinkoten, Kehlflattern etc.). Dennoch können über rein passive Diffusion auch über normale Haut, ohne daß dort spezielle Strukturen dafür vorhanden wären, große Mengen an Wasser für Kühlzwecke abgegeben werden. In Tab. 11.3 ist angegeben, wie hoch der prozentuale Anteil an der Gesamtevpaporation dieser Weg der Wasserabgabe ausmacht. Deutlich ist zu erkennen, daß dieser Betrag sehr hoch ist. In diesem Zusammenhang sei noch erwähnt, daß Vögel höhere Mengen Wasser über die Haut abgeben als Säuger.

Tab. 11.1. (Nächste Seite) Wärmeverlust WL durch evaporative Wasserabgabe in % der Gesamtwärmeproduktion des Vogels bei hohen Umgebungstemperaturen T_a (in °C). Nach verschiedenen Autoren aus Sturkie (1986), ergänzt. Die meisten Vögel können ohne Probleme bei Umgebungstemperaturen, die auf dem Niveau der Körpertemperatur liegen, 100 % der Stoffwechselwärme über (evaporative) Wasserabgabe ausgleichen.

Art	Körpermasse, (kg)	Ta, (°C)	WL, (%)
Strauß (<i>Struthio camelus</i>)	100,00	44,5	100
Huhn (<i>Gallus domesticus</i>)	1,427	48	159
Braunnackenrabe (<i>Corvus c. ruficollis</i>)	0,610	50	167
Taube (<i>Columba livia</i>)	0,315	44,5	118
Erdkuckuck (<i>Geococcyx californianus</i>)	0,285	44,5	137
Dohle (<i>Corvus monedula</i>)	0,200	47,5	100
Kanincheneule (<i>Speotyto cunicularia</i>)	0,143	44,1	95
Wachtel (<i>Coturnix coturnix</i>)	0,100	43	144
Falkennachtschwalbe (<i>Chordeiles minor</i>)	0,075	43,5	148
Gestreifter Mausvogel (<i>Colius striatus</i>)	0,044	44	99
Zwergwachtel (<i>Excalfactoria chinensis</i>)	0,043	43,5	116
Inkataube (<i>Scardafella inca</i>)	0,042	54,5	108
Winternachtschwalbe (<i>Phalaenoptilus nuttallii</i>)	0,040	43,5	175
Diamanttaube (<i>Geopelia cuneata</i>)	0,034	43	100
Haussperling (<i>Passer domesticus</i>)	0,025	44,5	106
Hausammer (<i>Carpodacus mexicanus</i>)	0,020	44,5	130
Gouldsamadine (<i>Poephila gouldiae</i>)	0,014	44,5	105
Zebrafink (<i>Taeniopygia castanotis</i>)	0,012	43,5	123
Costakolibri (<i>Calypte costae</i>)	0,003	40	66

Tab. 11.2. Theoretisch zu erwartende Rate des evaporativen Wasserverlustes EWL bei einer Umgebungstemperatur von +25 °C bei verschiedenen Körpermassen (nach der Formel von Crawford & Lasiewski 1968; s. Text).

Körpermasse in kg	EWL in g/24h	EWL
		in % Körpermasse/24h
0,003	0,8	27,0
0,01	1,7	17,0
0,1	6,4	6,0
1,0	24,6	2,0
10,0	94,9	0,9
100,0	363,9	0,3

Aktuelle Untersuchungen (Menon et al. 1987, 1989) haben gezeigt, daß trotz fehlender spezifischer Hautdifferenzierungen die Epidermis mit ihrer normalen Ausstattung einen beträchtlichen Einfluß auf die Wasserdampfabgabe nehmen kann. Beim Zebrafinken (*Taeniopygia castanotis*), der in sehr wasserarmen Regionen lebt und deshalb extrem lange (bis zu einem Jahr!) ohne freies Wasser auskommt, zeigt die Epidermis eine erstaunliche Fähigkeit: Nackte, ungeschützte Nestlinge dieser Art verlieren z.B. sehr wenig Wasser durch die Haut (2-4 ppm/0,5 cm²*h). Die Alttiere bis zu 60 bis 70 ppm/0,5 cm²*h. Der weitgehende Stop von transepidermalem Wasserverlust gelingt den Hautzellen durch eine spezielle, intrazelluläre Verlagerung von scheibenförmigen Zellkörperchen, die die Zellwand nach außen hin quasi abdichten. Durch unterschiedliche Wassergaben kann durch die Bewegung dieser „Dichtkörperchen“ der Wasserdurchgang entweder in Richtung Abdichtung oder in Richtung Freigabe verändert werden. Durch diese (evaporative) Wasserabgabe ist also der Organismus in der Lage, größere Energiemengen durch Verdunstung abzugeben:

Pro 1 ml verdunstetes Wasser werden bei 37-40 °C (Körpertemperatur) rund 2440 J frei!

(Der Wert 25 J/ml in 4.2.4/1 ist leider ein Schreibfehler gewesen; bitte korrigieren!).

(Bauer & Glutz v. Blotzheim 1966; Bartholomew 1954; Bartholomew & Cade 1956; Dawson 1958, Dawson & Bennett 1973, Dawson & Fisher 1982, Bartholomew & Dawson 1953; Bartholomew, Hudson & Howell 1962; Bartholomew, Lasiewski & Crawford jr. 1968;

Tab. 11.3. Anteilige Wasserabgabe durch die Haut WLH in % der gesamten Wasserabgabe EWL (in mg/g*h) in Abhängigkeit von der Umgebungstemperatur Ta bzw. der Körpertemperatur (Werte mit „B“ gekennzeichnet; jeweils in °C) und der Körpermasse W (in g). Alle Daten stammen generell von ruhenden Vögeln mit Ausnahme beim Rhea. Dort sind Ruhewerte mit „R“ gekennzeichnet. Werte mit „A“ kennzeichnen Aktivitätsdaten, bei denen die Rheas 20 Min. mit einer Geschwindigkeit von 5 km/h liefen und anschließend 40 Min. Erholungspause hatten. Nach verschiedenen Autoren nach Dawson (1982).

Art	Masse W	Ta	EWL	WLH
Zebra-Fink (<i>Poephila castanotis</i>)	12,5	30	8,9	63
Wellensittich (<i>Melopsittacus undulatus</i>)	31,6	30	9,0	59
Zwergwachtel (<i>Coturnix chinensis</i>)	42,3	30	4,7	45
Dorfweber * (<i>Ploceus cucullatus</i>)	42,6	30	6,7	51
Winternachtschwalbe (<i>Phalaenoptilus nuttallii</i>)	43,2	35	5,9	51
Rennkuckuck (<i>Geococcyx californianus</i>)	274,2	35	2,9	51
Haustaube (<i>Columba livia</i>)	300	35	13,6	74
		40B	5,9	84
		43B	22,3	67
		46B	29,8	28
Rhea (<i>Rhea americana</i>)	21500	25	0,7R	75
		25	2,9A	18A
		35	2,2R	23R
		35	3,4A	9A
		43	4,3A	28A
		43	4,5A	11A
Strauß (<i>Struthio camelus</i>)	88000	40	2,2	2

* Die Artzuordnung von Bernstein (1971) ist nicht ganz klar. *Ploceus cucullatus* findet sich in Wolters (1975-1982) nicht, sondern nur *Tector cucullatus* (Dorfweber). Dieser „paßt“ dann aber nicht zum in der Originalarbeit angegebenen englischen Namen „sociable weaver“ = Siedelweber, der von Wolters mit dem lateinischen Namen *Philetarius socius* angegeben wird. Vermutlich handelt es sich aber um *Tector*.

Bauer & Glutz v. Blotzheim 1966; Bech, Johansen & Maloy 1979; Bentley & Schmidt-Nielsen 1966; Berger, Hart & Roy 1971; Bernstein 1969; Bernstein 1971; Bernstein 1976; Bernstein & Samanigo 1981; Bernstein, Hudson, Stearns & Hoyt 1977; Bouvert, Hildwein & Legoff 1974; Cade 1964; Calder & King 1963; Calder & Schmidt-Nielsen 1967; Calder jr. & Schmidt-Nielsen 1966; Campbell 1977; Crawford & Schmidt-Nielsen 1967; Crawford jr. & Lasiewski 1968; Creutz 1985; Davies 1982; Creutz 1985; Dawson 1954; Dawson 1976; Dawson 1982; Dawson & Fischer 1969; Grice, Sattar, Sharatt & Baker 1971; Grinnell 1919; Hatch 1970; Hatch 1970; Hornberger 1939; Howell & Bartholomew 1962; Hudson & Kinsey 1966; Kahl 1963; Kahl 1972; Lasiewski 1964; Lasiewski 1972; Lasiewski & Bartholomew 1966; Lasiewski & Dawson 1964; Lasiewski, Acosta & Bernstein 1966a, 1966b; Lasiewski, Bernstein & Ohmart 1971; Lee & Schmidt-Nielsen 1971; Mackrill 1983; Maclean 1975; Marder 1973; Marder 1983; Marder & Arad 1975; Marder & Ben-Asher 1983; Marder & Bernstein 1983; Marder, Arad & Gafni 1974; McMillen & Trost 1967; Menon et al. 1987, 1989; Menuam & Richards 1975; Meredith 1986; Murrish 1973; Ping & Schmidt-Nielsen 1971; Prinzing & Hund 1982; Rautenberg, May, Necker & Rosner 1978; Rawles 1960; Reynolds 1977; Richards 1970; Richards & Avery 1978; Saalfeld von 1936; Salt 1964; Schardien & Jackson 1979; Schleucher, Prinzing & Withers 1991; Schmidt-Nielsen, Hainsworth & Murrish 1970; Schmidt-Nielsen, Kanwisher, Lasiewski, John & Bretz 1966; Schmidt-Nielsen, Kanwisher, Lasiewski, John & Bretz 1969; Schulz 1987; Schütz 1942; Smith 1969a; Smith 1969b; Smith & Suthers 1969; Torre-Bueno 1978; Tucker 1968; Wallgren 1954; Weathers 1972; Weathers & Schoenbacher 1976; Webster et al. 1985; Willoughby 1969; Withers & Williams 1990).

12. Literatur

Alle hier nicht aufgeführten Arbeiten bitte in den Folgen I und II nachsehen. Diese Zusammenstellung enthält rund 270 Titel.

• ALLEN, D.J., K.N. KARG & E. MARLEY (1970): Mode of action of methyl-noradrenalin on temperature and oxygen consumption in young chickens. Br. J. Pharmacol. 38: 667-687.
• AMBROSE, S.J. & S.D. BRADSHAW (1988): Seasonal changes in standard metabolic rates in the white-browed scrubwren *Sericornis frontalis* (Acanthizidae) from arid, semi-arid and mesic environments. Comp. Biochem. Physiol. 89A: 79-83.
• ARIELI, A., A. BERMAN & A. MELTZER (1978): Indication for nonshivering thermogenesis in the adult fowl (*Gallus domesticus*). Comp. Biochem. Physiol. 60C: 33-36.
• ARIELI, A., A. BERMAN & A. MELTZER (1979): Cold thermogenesis in the summer-acclimatized and cold-acclimatized domestic fowl. Comp. Biochem. Physiol. 63C: 7-12.
• AULIE, A. (1976): The pectoral muscles and the development of thermoregulation in chicks of willow ptarmigan (*Lagopus lagopus*). Comp. Biochem. Physiol. 53A: 343-346.
• AULIE, A. (1976): The shivering pattern in an arctic (Willow Ptarmigan) and a tropical bird (Bantam Hen). Comp. Biochem. Physiol. 53A: 347-350.
• BAIRLEIN, F. (1985a): Efficiency of food utilization during fat deposition in the long-distance migratory garden warbler, *Sylvia borin*. Oecologia 68: 118-125.
• BAIRLEIN, F. (1985b): Body weights and fat deposition of Palaearctic passerine migrants in the central Sahara. Oecologia 68: 141-146.

- BAIRLEIN, F. (1990): Nutrition and food selection in migratory birds. In: E. Gwinner (Hrsg.), *Bird Migration: The Physiology and Ecology*. Springer, Berlin. Heidelberg, N.Y. • BARNETT, L.B. (1970): Seasonal changes in temperature acclimatization of the house sparrow *Passer domesticus*. *Comp. Biochem. Physiol.* 33: 559-578. • BARR, H., A. GELOEN, J. CHATONNET, A. DITTMAR & J.L. ROUANET (1985): Potentiated muscular thermogenesis in cold-acclimated muscovy ducks. *Am. J. Physiol.* 249: R533-R538. • BARR, H., J. COHEN-ADAD, C. DUCHAMP & J.L. ROUANET (1986): Multilocular adipocytes from muscovy ducks differentiated in response to cold acclimation. *J. Physiol.* 375: 27-38. • BARTHOLOMEW, G.A. & T.J. CADE (1956): Water consumption of House Finches. *Condor* 58: 406-412. • BARTHOLOMEW, G.A. & W.R. DAWSON (1953): Respiratory water loss in some birds of southwestern United States. *Physiol. Zool.* 26: 162-166. • BARTHOLOMEW, G.A. (1954): Body temperature and water requirements in the mourning dove, *Zenaidura macroura marginella*. *Ecology* 35: 181-187. • BARTHOLOMEW, G.A., J.W. HUDSON & T.R. HOWELL (1962): Body temperature, oxygen consumption, evaporative water loss and heart rate in the Poorwill. *Condor* 64: 117-125. • BARTHOLOMEW, G.A., R.C. LASIEWSKI & E.C. CRAWFORD JR. (1968): Patterns of panting and gular flutter in cormorants, pelicans, owls and doves. *Condor* 70: 31-34. • BAUDINETTE, R.V., P. GILL & M. O'DRISCOLL (1986): Energetics of the Little Penguin *Eudyptula minor*: Temperature regulation, the caloric effect of food, and moulting. *Aust. J. Zool.* 34: 35-45. • BAUER, K.M. & U.N. GLUTZ V. BLOTZHEIM (1966): *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Bd. I. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden. • BECH, C. & R.E. REINERTSEN, Hrgs. (1989): Physiology of cold adaptation in birds. Plenum Press, N.Y. • BECH, C. (1980): Body temperature, Metabolic rate, and Insulation in Winter and Summer acclimatized Mute Swans (*Cygnus olor*). *J. Comp. Physiol.* 136: 61-66. • BECH, C., F. MEHLUM & S. HAFTHORN (1991): Thermoregulatory abilities in chicks of the Antarctic Petrel (*Thalassica antarctica*). *Polar Biol.* 11: 233-238. • BECH, C., K. JOHANSEN & G.M.O. MALOY (1979): Ventilation and expired gas composition in the flamingo (*Phoenicopterus ruber*) during normal respiration and panting. *Physiol. Zool.* 52: 313-328. • BENTLEY, P.J. & K. SCHMIDT-NIELSEN (1966): Cutaneous water loss in reptiles. *Science* 151: 1547-1549. • BERGER, M., J.S. HART & O.Z. ROY (1971): Respiratory water and heat loss of the black duck during flight at different ambient temperatures. *Can. J. Zool.* 49: 767-774. • BERNSTEIN, M.H. & F.C. SAMANIEGO (1981): Ventilation and acid base status during thermal panting in pigeon (*Columba livia*). *Physiol. Zool.* 54: 308-315. • BERNSTEIN, M.H. (1969): Cutaneous and respiratory evaporation in Painted Quail, *Excalfactoria chinensis*. *Amer. Zool.* 9: 1099. • BERNSTEIN, M.H. (1971): Cutaneous and respiratory evaporation in Painted Quail *Excalfactoria chinensis* during ontogeny of thermoregulation. *Comp. Biochem. Physiol.* 38A: 611-617. • BERNSTEIN, M.H. (1973): Cutaneous water loss in small birds. *Condor* 73: 468-469. • BERNSTEIN, M.H. (1976): Ventilation and respiratory evaporation in the flying crow, *Corvus ossifragus*. *Respir. Physiol.* 26: 371-382. • BERNSTEIN, M.H., D.M. HUDSON, J.M. STEARNS & R.W. HOYT (1977): Measurement of evaporative water loss in small animals by dew-point hygrometry. *J. appl. Physiol.* 43: 382-385. • BERTHOLD, P. & H. BERTHOLD (1971): Über jahreszeitliche Änderungen der Kleingefiederquantität in Beziehung zum Winternahrung. *Ornis Scandinavica* 26: 161-164. • BERTHOLD, P. (1971): Physiologie des Vogelzugs. In: E. Schüz (Hrsg.), *Grundriß der Vogelzugkunde*: 257-299. Berlin-Hamburg. • BERTHOLD, P. (1975): Migration: Control and metabolic physiology. In: D.S. Farner & J.R. King (Hrsg.), *Avian Biology* 5: 77-128. N.Y., London. • BERTHOLD, P. (1976): Animalische und vegetabilische Ernährung omnivorer Singvogelarten: Nahrungsbevorzugung, Jahresperiodik der Nahrungswahl, physiologische und ökologische Bedeutung. *J. Orn.* 117: 145-209. • BERTHOLD, P. (1990): Vogelzug: eine Einführung und kurze aktuelle Gesamtübersicht. *Wiss. Beutelsch. Darmstadt*. • BLEM, C.R. (1973a): Geographic variation in the bioenergetics of the house sparrows. *Orn. Monogr.* 14: 96-121. • BLEM, C.R. (1973b): Geographic variation in thermal conductance of the house sparrows. *Comp. Biochem. Physiol.* 47A: 101-108. • BLEM, C.R. (1980): The energetics of migration. In: S.A. Gauthreaux (Hrsg.), *Animal Migration, Orientation and Navigation*: 175-224. Academic Press, N.Y. • BLEM, C.R. (1981): Geographic variation in midwinter body composition of starlings. *Condor* 83: 370-376. • BOUVERT, B., G. HILDWEIN & D. LEGOFF (1974): Evaporative water loss, respiratory pattern, gas exchange and acid-base balance during thermal panting in Pekin ducks exposed to moderate heat. *Respir. Physiol.* 21: 255-269. • BROWN, G.W., Hrgs. (1968): *Desert Biology*. Academic Press, N.Y. • BRUSH, A.H. (1965): Energetics, temperature regulation and circulation in resting, active and defeathered California Quail, *Lophortyx californicus*. *Comp. Biochem. Physiol.* 15: 399-421. • BUTTEMER, W.A. (1981): The thermal significance of winter roost-site selection by American Goldfinches (*Carduelis tristis*). Ph.D. thesis, Univ. Michigan. • CADE, T.J. (1964): Water and salt balance in granivorous birds. *Proc. Intern. Congr. Ther. & Regulation of Body water*: 237-253. • CALDER, W.A. & J.R. KING (1963): Evaporative Cooling in the Zebra Finch. *Experientia* 19: 603-604. • CALDER, W.A. & K. SCHMIDT-NIELSEN (1967): Temperature regulation and evaporation in the pigeon and the quail. *Am. J. Physiol.* 213: 883-889. • CALDER, W.A. JR. & K. SCHMIDT-NIELSEN (1966): Evaporative cooling and respiratory alkalosis in the pigeon. *Proc. Natn. Acad. Sci. USA* 55: 750-756. • CAMPBELL, G.S. (1977): *An Introduction to Environmental Biophysics*. Springer, N.Y., Heidelberg. • CAREY, C., W.R. DAWSON, L.C. MAXWELL & J.A. FAULKNER (1978): Seasonal acclimatization to temperature in cardueline finches. - II. Changes in body composition and mass in relation to season and acute cold stress. *J. Comp. Physiol.* 125B: 101-113. • CHAFFEE, R.R.J. & J.C. ROBERTS (1971): Temperature acclimation (Circadian) and mammals. *Ann. Rev. Physiol.* 33: 155-202. • CHATFIELD, P.O., C.P. LYMAN & L. IRVING (1953): Physiological adaptation to cold of peripheral nerve in the leg of the Herring Gull (*Larus argentatus*). *Am. J. Physiol.* 172: 639-644. • CLARA, M. (1923): Das Fettgewebe der Vögel. *Z. Ges. Anat.* 69: 235-249. • CLARA, M. (1929): Bau und Entwicklung des sogenannten Fettgewebes beim Vogel. *Z. Mikr.-Anat. Forsch.* 19: 32-113. • COSTA, D.P. & G.L. KOORYMAN (1984): Contribution of specific dynamic action to heat balance and thermoregulation in the sea otter *Enhydra lutris*. *Physiol. Zool.* 57: 199-203. • COTTLE, M. & L.D. CARLSON (1956): Regulation of heat production in cold adapted rats. *Proc. Soc. Exp. Biol. & Med.* 92: 845-849. • COX, G.W. (1961): The relation of energy requirements of tropical finches to distribution and migration. *Ecology* 42: 253-266. • CRAWFORD, E.C. & K. SCHMIDT-NIELSEN (1967): Temperature regulation and evaporative cooling in the ostrich. *Am. J. Physiol.* 212: 347-353. • CRAWFORD, E.C. JR. & R.C. LASIEWSKI (1968): Oxygen consumption and respiratory evaporation of the emu and rheas. *Condor* 70: 31-34. • CREUTZ, G. (1959): Der Weisheitszahn (*Cricetus cricetus*). *Neue Brehm Bücherei* 375. Ziemsens, Wittenberg-Lutherstadt. • CRYER, A. & R.L.R. VAN, Hrgs. (1985): *New Perspectives in Adipose Tissue: Structure, Function and Development*. Butterworths, London. • DANIEL, H. & D.M. DERRY (1969): Criteria for differentiation of brown and white fat in the rat. *Can. J. Physiol. Pharmacol.* 47: 941-945. • DAVIES, S.J.J.F. (1982): Behavioural adaptations of birds to environments where evaporation is high and water is in short supply. *Comp. Biochem. Physiol.* 71A: 557-566. • DAVIS, E.A. (1968): Seasonal variation in the resources of the English Sparrow. *Auk* 72: 385-411. • DAWKINS, M.J.R. & D. HULL (1965): The Production of Heat by Fat. *Sci. Am.* 213: 62-67. • DAWSON, W.R. & A.F. BENNETT (1973): Roles of metabolic level and temperature regulation in the adjustment of Western Plummed Pigeons (*Lophophaps ferruginea*) to desert conditions. *Comp. Biochem. Physiol.* 44A: 249-266. • DAWSON, W.R. & C. CAREY (1976): Seasonal acclimatization to temperature in cardueline finches. - I. Insulation and metabolic adjustments. *J. Comp. Physiol.* 112: 317-332. • DAWSON, W.R. & C.D. FISHER (1969): Response to temperature by the spotted nightjar (*Eurostodus guttatus*). *Condor* 71: 49-53. • DAWSON, W.R. & C.D. FISHER (1982): Observations on the temperature regulation and water economy of the Galah (*Cacatua roseicapilla*). *Comp. Biochem. Physiol.* 72A: 1-10. • DAWSON, W.R. & G.A. BARTHOLOMEW (1968): Temperature regulation and water economy of desert birds. In: G.W. Brown (Hrsg.), *Desert Biology*, Bd. I: 357-397. Academic Press, N.Y. • DAWSON, W.R. & J.W. HUDSON (1970): Birds. In: G.C. Whitrow (Hrsg.), *Comparative Physiology of Thermoregulation*, Vol. I: 223-310. Academic Press, N.Y. • DAWSON, W.R. (1954): Temperature regulation and water requirements of the brown and Abert 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. (1976): Physiological and beha-

- viatorial adjustments of birds to heat and aridity. Proc. 16th Int. Orn. Congr.: 455-467.
- DAWSON, W.R. (1982): Evaporative loss of water by birds. Comp. Biochem. Physiol. 71A: 495-509. • 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(3):353-369. • DELANE, J.M. & J.S. HAYWARD (1975): Acclimatization to temperature in pheasants (*Phasianus colchicus*) and partridge (*Perdix perdix*). Comp. Biochem. Physiol. 51A: 531-536. • EDERSTROM, H.E. & S.J. BRUMLEVE (1964): Temperature gradients in the legs of cold acclimatized pheasants. Am. J. Physiol. 207: 457-459. • EVANS, P.R. (1969): Winter fat deposition and overnight survival of yellow buntings (*Emberiza citrinella* L.). J. Animal. Ecol. 38: 415-423. • FERN, P.N. (1975): Feeding behaviour of autumn passage migrants in north east Portugal. Ringing & Migr. 1: 3-11. • FOSTER, D.O. & M. FRYDMAN (1978): Brown adipose tissue: the dominant site of non-shivering thermogenesis in the rat. Experientia Suppl. 32: 147-151. • FOSTER, D.O. & M.L. FRYDMAN (1978): Non-shivering thermogenesis in the rat. 2. Measurement of blood flow with microsphere point to brown adipose tissue as the dominant site of the calorogenesis induced by noradrenaline. Can. J. Physiol. & Pharmacol. 56: 110. • FREEMAN, B.M. (1971): Non-shivering thermogenesis in birds. In: L. Jansky (Hrsg.), Nonshivering thermogenesis: 83-96. Proc. Symp. Prag, Academia, Prague. • GATHREAU, S.A. Hrsg. (1980): Animal Migration, Orientation, and Navigation. Academic Press, N.Y. • GELINEO, S. (1969): Heat production in birds in summer and winter. Bull. T. XLVI Ac. Serb. Sci. Class Sc. 12: 99-105. • GESSAMAN, J.A. (1972): Bionenergetics of the snowy owl (*Nyctea scandiaca*). J. Arct. Alp. Res. 4: 223-238. • GIRARDIER, L. & M.J. STOCK, Hrg. (1983): Mammalian Thermogenesis. Chapman & Hall, London. • GOLDSSTEIN, D.L. (1983): Effect of wind on avian metabolic rate with particular reference to Gambel's Quail. Physiol. Zool. 56(4): 485-492. • GRICE, K., H. SATTAR, M. SHARRATT & H. BAKER (1971): Skin temperature and transepidermal water loss. J. Invest. Derm. 57: 108-110. • GRINNELL, J. (1919): The English sparrow has arrived in Death Valley: an experiment in nature. Amer. Nat. 53: 468-473. • GWINNER, E., Hrg. (1990): Bird-Migration: The Physiology and Ecophysiology. Springer, Berlin, Heidelberg, N.Y. • HANNON, J.P. & E.G. VIERECK, Hrg. (1962): Comparative Physiology of Temperature Regulation. Arctic Aeromed. Lab. Fort Wright, Alaska. • HART, J.S. (1957): Climatic and temperature induced changes in the energetics of homeotherms. Rev. can. Biol. 6: 133-174. • HATCH, J. (1962): Seasonal acclimatization in four species of small wild birds. Physiol. Zool. 35: 224-236. • HATCH, D.E. (1970): Energy conserving and heat dissipating mechanisms of the Turkey Vulture. Auk 87: 111-124. • HAYES, S.R. & J.A. GESSAMAN (1980): The combined effects of air temperature, wind, and radiation on the resting metabolism of avian raptors. J. Thermal Biol. 5: 119-125. • HELDMAIER, G. (1971): Zitterfreie Wärmebildung und Körpergröße bei Säugern. vergl. Physiol. 73: 222-248. • HELDMAIER, G., H. BOCKLER, A. BUCHBERGER, S. KLAUS, W. PUCHSTEINER, S. STEINIGER & H. WIESINGER (1985): Seasonal variation of thermogenesis. In: H.C. Heller, X.J. Musacchia & L.C.H. Wang (Hrg.), Living in the Cold, Physiological and Biochemical Adaptations: 361-372. Elsevier, London. • HELLER, H.C., X.J. MUSACCHIA & L.C.H. WANG (1985): Living in the Cold, Physiological and Biochemical Adaptations. Elsevier, London. • HERRERA, C.M. & P. JORDANO (1981): Prunus mahaleb and birds: the high-efficiency bird system of temperature fruiting tree. Ecol. Monogr. 51: 203-218. • HISSA, R. & R. PALOKANGAS (1970): Thermoregulation in the mouse (*Parus major* L.). Comp. Biochem. Physiol. 33: 941-953. • HISSA, R. (1988): Controlling mechanisms in avian temperature regulation: a review. Acta Physiol. Scand., Suppl. 567, 132: 1-148. • HISSA, R., E.D. STEVENS & J.C. GEORGE (1980): Propanolol inhibits shivering in birds. Comp. Biochem. Physiol. 66C: 169-174. • HORNBERGER, F. (1939): Zehn ostpreussische Storchzählungen. Orn. Mber. 47: 166-170. • HOWELL, T.R. & G.A. BARTHOLOMEW (1962): Temperature regulation in the Sooty Tern *Sterna fuscata*. Ibis 104: 98-105. • HUDSON, D.M. & M.H. BERNSTEIN (1981): Temperature regulation and heat balance in flying white-necked raven, *Corvus cryptoleucus*. J. Exp. Biol. 90: 267-282. • HUDSON, J.W. & S.L. KIMSEY (1966): Temperature regulation and metabolic rhythms in populations of the House Sparrow, *Passer domesticus*. Comp. Biochem. Physiol. 17: 203-217. • HULL, D. & M.M. SEGALL (1965): The contribution of brown adipose tissue to heat production in the new-born rabbit. J. Physiol. (London) 181: 449-457. • IRVING, L. (1957): The usefulness of Scholander's views on adaptive insulation of animals. Evolution 11: 257-259. • IRVING, L. (1972): Arctic Life of Birds and Mammals. Springer, Berlin, Heidelberg, N.Y. • IRVING, L., H. KROG & M. MONSON (1955): The metabolism of some Alaskan animals in winter and summer. Physiol. Zool. 28: 173-185. • JANSKY, L. (1961): Body organ cytochrome oxidase and its relation to basal and maximal metabolism. Nature 189: 921-922. • JANSKY, L. (1973): Non-shivering thermogenesis and its thermo regulatory significance. Biol. Rev. 48: 83-132. • JANSKY, L., Hrsg. (1971): Nonshivering thermogenesis. Proc. Symp. Prag, Academia, Prague. • JOHNSTON, D.W. (1971): The absence of brown adipose tissue in birds. Comp. Biochem. Physiol. 40A: 1107-1108. • JONES, D.R. & K. JOHANSEN (1972): The blood vascular system of birds. In: D.S. Farner & J.R. King (Hrg.), Avian Biology, Vol. II: 157-285. Academic Press, N.Y. • KAHL, M. (1965): Thermoregulation in the Wood Stork (*Mycteria americana*), with special reference to the role of the legs. Physiol. Zool. 36: 141-151. • KAHL, M.P. (1972): Comparative ethology of the Ciconiidae. Part 4. The "typical" Storks (Genera *Ciconia*, *Sphenorhynchus*, *Disoura*, and *Euxenura*). Z. Tierpsychol. 30: 225-252. • KENDEIGH, S.C. & C.R. BLEM (1974): Metabolic adaptation to local climate in birds. Comp. Biochem. Physiol. 48A: 175-187. • KENDEIGH, S.C. (1969a): Energy responses of birds to their thermal environment. Wilson Bull. 81: 441-449. • KENDEIGH, S.C. (1969b): Tolerance to cold and Bergmann's rule. Auk 86: 13-25. • KENDEIGH, S.C. (1970): Energy requirements for existence in relation to size of birds. Condor 72: 60-65. • KENDEIGH, S.C. & C.H. BLEM (1974): Metabolic adaptation to local climate in birds. Comp. Biochem. Physiol. 48A: 175-187. • KING, J.R. & D.S. FARNER (1961): Energy metabolism, thermoregulation and body temperature. In: A.J. Marshall (Hrg.), Biology and Comparative Physiology of Birds, Bd. 2: 215-288. Academic Press, N.Y. • KING, J.R. & D.S. FARNER (1966): The adaptive role of winter fattening in the white-crowned sparrow with comments on its regulation. Amer. Natur. 100: 403-418. • KING, J.R. & L.R. MEWALDT (1981): Variation of body weight in Gambel's white crowned sparrows in winter and spring: latitudinal and photoperiodic correlations. Auk 98: 752-764. • KLEINEBECKEL, D. & F.W. KLUMANN (1992): Shivering. Ms. zur Publikation, i. KREBS, H.A. (1960): The cause of the specific dynamic action of foodstuffs. Arzneimittelforsch. 10: 369-373. • KREBS, H.A. (1964): The metabolic fate of amino acids. In: H.N. Munro & J.B. Allison (Hrg.), Mammalian Protein Metabolism. Vol. I: 125-176. Academic Press, London. • LASIEWSKI, R.C. & G.A. BARTHOLOMEW (1966): Evaporative cooling in the poor-will and tawny frogmouth. Condor 68: 253-262. • LASIEWSKI, R.C. & W.R. DAWSON (1964): Physiological responses to temperature in the common night hawk. Condor 66: 477-490. • LASIEWSKI, R.C. (1964): Body temperature, heart and breathing rate, and evaporative water loss in hummingbirds. Physiol. Zool. 37: 212-223. • LASIEWSKI, R.C. (1972): Respiratory function in birds. In: D.S. Farner & J.R. King (Hrg.), Avian Biology Vol. II: 287-342. Academic Press, New York. • LASIEWSKI, R.C., A. ACOSTA & M.H. BERNSTEIN (1966): Evaporative water loss in birds. - I. Characteristics of the open flow method of determination, and their relation to estimates of thermoregulatory ability. Comp. Biochem. Physiol. 19: 445-457. • LASIEWSKI, R.C., A.L. ACOSTA & M.H. BERNSTEIN (1966b): Evaporative water loss in birds. - II. A modified method for direct weighing. Comp. Biochem. Physiol. 19: 450-470. • LASIEWSKI, R.C., M.H. BERNSTEIN & R.D. CHAMART (1971): Cutaneous water loss in the roadrunner and the poor-will. Condor 73: 470-472. • LASIEWSKI, R.C., W.W. WEATHERS & M.H. BERNSTEIN (1967): Physiological responses of the giant hummingbird, *Patagona gigas*. Comp. Biochem. Physiol. 23: 797-813. • LECLERCQ, B. (1984): Adipose tissue metabolism and its control in birds. Poultry Science 63: 2044-2054. • LEE, P. & K. SCHMIDT-NIELSEN (1971): Respiratory and cutaneous evaporation in the zebra finch: effect on water balance. Am. J. Physiol. 220: 1598-1605. • LUSTICK, S. & J. ADAMS (1977): Seasonal variation in the effects of wetting on the energetics and Starlings (*Sturnus vulgaris*). Comp. Biochem. Physiol. 56A: 171-177. • LUSTICK, S., B. BATTERSBY & L. MAYER (1982): Energy exchange in the winter acclimatized American Goldfinch *Carduelis (Spinus) tristis*. Comp. Biochem. Physiol. 72A: 715-719. • LUSTICK, S.I., B. BATTERSBY & M. KELTY (1978): Behavioral thermoregulation: orientation toward

the sun in herring gulls. *Science* 200: 81-82. • MACKRILL, E.J. (1983): Leg coloration of White Stork. *Brit. Birds* 76: 231-232. • MACLEAN, G.L. (1975): Belly-soaking in the Charadriiformes. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* 72: 74-82. • MACMILLEN, R.E. & C.H. TROST (1967): Nocturnal hypothermia in the Inca dove, *Scardafila inca*. *Comp. Biochem. Physiol.* 28: 243-253. • MARDER, J., J. BEN-ASHER (1983): Cutaneous water evaporation. I. Its significance in heat stressed birds. *Comp. Biochem. Physiol.* 75A: 425-431. • MARDER, J. & I. GAVRIEL-LEVIN (1987): The heat-acclimated pigeon: an ideal physiological model for a desert bird. *J. Appl. Physiol.* 62: 952-959. • MARDER, J. & R. BERNSTEIN (1983): Heat balance of the partridge (*Alectoris chukar*) exposed to moderate, high and extreme thermal stress. *Comp. Biochem. Physiol.* 74: 149-154. • MARDER, J. & Z. ARAD (1975): The acid balance of Abdim's stork (*Sphenocorynchus abdimus*) during thermal panting. *Comp. Biochem. Physiol.* 70B: 883-889. • MARDER, J. & Z. ARAD (1989): Panting and acid-base regulation in heat stressed birds. *Comp. Biochem. Physiol.* 94A: 395-400. • 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 raven exposed to heat stress. *Comp. Biochem. Physiol.* 45A: 421-430. • MARDER, J. (1983): Cutaneous water evaporation - II. Survival of birds under extreme thermal stress. *Comp. Biochem. Physiol.* 75A: 433-439. • MARDER, J., Y. ARIELI & J. BEN-ASHER (1980): Defense strategies against environmental heat stress in birds. *Israel J. Zool.* 36: 61-75. • MARDER, J., Z. ARAD & M. GAFNI (1974): The effect of high ambient temperatures on acid balance of panting Bedouin fowl (*Gallus domesticus*). *Physiol. Zool.* 47: 180-189. • MARSHALL, U. & R. PRINZINGER (1991): Vergleichende Ökophysiologie von fünf Prachtfinkenarten (*Estrildidae*). *J. Orn.* 132: 319-323. • MARSH, R.L. & W.R. DAWSON (1982): Substrate metabolism in seasonally acclimatized American goldfinches. *Amer. J. Physiol.* 242: R563-R569. • MARSHALL, A.J. (1961): *Biology and Comparative Physiology of Birds*. Academic Press, N.Y. • MARTIN, E.W. (1968): The effects of dietary protein on the energy and nitrogen balance of the Tree Sparrow (*Spizella arborea arborea*). *Physiol. Zool.* 41: 313-331. • MCMILLEN, R.E. & C.H. TROST (1967): Thermoregulation and water loss in the Inca dove. *Comp. Biochem. Physiol.* 20: 263-273. • MEINENBERGER, CH. & C. DAUBERSCHMIDT (1992): Kann die "spezifisch dynamische Wirkung" einen Beitrag zur Thermoregulation körnerfressender Singvögel leisten? *J. Orn.* 133: 43-44. • MENON, G.K., L.F. BAPTISTA, P.M. ELIAS & P.M. ELIAS (1989): Avian peripheral differentiation. II. Adaptive response of permeability barrier to water deprivation and replenishment. *Tissue & Cell* 21: 83-92. • MENON, G.K., L.F. BAPTISTA, P.M. ELIAS & M. BOUVIER (1987): Fine structural basis of the cutaneous water barrier in nestling Zebra Finches *Poephila guttata*. *Ibis* 130: 503-511. • MENUAM, B. & S.A. RICHARDS (1975): Observation on the sites of respiratory evaporation in the fowl during thermal panting. *Respir. Physiol.* 25: 39-52. • MEREDITH, C. (1986): *Bob the Stork*. Honeyguide 32: 131-137. • MIDDLETON, A.L.A. (1979): Seasonal variation in weight of plumage and body constituents of the American goldfinch (*Carduelis tristis*). Unpubl. Photocopy. • MILLWARD, D.J., M.A. HOLLIDAY, P.C. BATES, S. DALAL, M. COX & C.R.C. HEARD (1978): The relationship between dietary state, thyroid hormones, oxygen consumption and muscle protein turnover. *Proc. Nutr. Soc.* 38: 33A. • MITCHELL, M.A. (1985): Measurement of forced convective heat transfer in birds: a windtunnel calorimeter. *J. therm. Biol.* 10: 87-85. • MONTEITH, J.L. & L.E. MOUNT (1973): Heat loss from Animals and Man. Butterworth, London. • MUGAAS, J. & J.R. KING (1981): Annual variation of daily energy expenditure by the black-billed Magpie. *Cooper Orn. Soc. Stud. Avian Biol.* 5, 78 pp. • MUGAAS, J.N. & J.R. TEMPLETON (1970): Thermoregulation in the redbreasted nuthatch (*Sitta canadensis*). *Condor* 72: 125-132. • MURRISH, D.E. & C.L. GUARD (1973): Sympathetic control of nonshivering thermogenesis in south polar skuas chicks. *Antarct. J.* 8: 197-198. • MURRISH, D.E. (1973): Respiratory heat and water exchange in penguins. *Respir. Physiol.* 19: 265-270. • NEWTON, I. (1969): Winter fattening in the bullfinch. *Physiol. Zool.* 42: 96-107. • NICHOLLS, D.G. & R. LOCKE (1983): Thermogenic mechanisms in brown fat. *Physiol. Reviews* 64: 1-64. • NOBLE, R.C. (1986): Lipid metabolism in the chick embryo. *Proc. Nutr. Soc.* 45: 17-25. • OLIPHANT, L.W. (1983): First observations of brown fat in birds. *Condor* 85: 350-354. • PELTONEN, L.M., Y. ARIELI & J. MARDER (1989): Brain temperature regulation of panting and

non-panting pigeons exposed to extreme thermal conditions. *Comp. Biochem. Physiol.* 92A: 91-96. • PING, L. & K. SCHMIDT-NIELSEN (1971): Respiratory and cutaneous evaporation in the zebra finch: effect on water balance. *Am. J. Physiol.* 220: 1598-1605. • POHL, H. (1969): Some factors influencing the metabolic response to cold in birds. *Fed. Proc.* 28/3: 1050-1064. • POHL, H. (1971): Seasonal variation in metabolic functions of bramblings. *Ibis* 113: 185-193. • POND, C.M. & C.A. MATTACKS (1985): Cellular structure of adipose tissue in birds. *J. Morphol.* 185: 195-202. • POSPISLOVA, D. & L. JANSKY (1976): Effects of various adaptive temperatures on oxidative capacity of brown adipose tissue. *Physiol. Bohemosl.* 25: 519-522. • PRINZINGER, R. & H. HUND (1982): Beinkoten bei Weißstorch (*Ciconia ciconia*): Eine thermoregulatorische Verhaltensweise zur Wärmeabgabe durch die Beine. *Ökol. Vögel* (Ecol. Birds) 4: 82-83. • PRINZINGER, R. (1974): Thermoregulation bei Vögeln. I. Thermoregulatorische Verhaltensweisen. *Luscinia* 46: 255-302. • PRINZINGER, R. (1991): Thermoregulation bei Vögeln. II. Morphologische Mechanismen. *Luscinia* 47: 11-55. • PRINZINGER, R., A. PRÉMAR & E. SCHLEUCHER (1991): Body temperature in birds. *Comp. Biochem. Physiol.* 99: 499-506. • RAUTENBERG, W., B. MAY, R. NECKER & G. ROSNER (1978): Control of panting by thermosensitive spinal neurons in birds. In: J. Pieper (Hrsg.), *Respiratory function in Birds, Adult and Embryonic*: 204-210. Springer, Berlin, Heidelberg. • RAWLES, M.R. (1960): The integumentary system. In: A.J. Marshall (Hrsg.), *Biology and Comparative Physiology of Birds*. Vol. I: 190-240. Academic Press, New York. • REINOLD, A.E. & G.F. CAHILL, Hrsg. (1965): *Handbook of Physiology*. Sec. 5: Adipose tissue. Am. Physiol. Soc., Washington D.C. • REYNOLDS, J.F. (1977): Thermoregulatory problems of birds nesting in arid areas in East Africa: a review. *Scopus* 1(3): 57-68. • RICHARDS, S.A. & P. AVERY (1978): Central nervous mechanisms regulating thermal panting. In: J. Pieper (Hrsg.), *Respiratory function in Birds, Adult and Embryonic*: 195-203. Springer, Berlin, Heidelberg. • RICHARDS, S.A. (1970): The biology and comparative physiology of thermal panting. *Biol. Rev.* 45: 223-264. • RICKLEFS, R.E. (1974): Energetics of reproduction in birds. In: R.A. Paynter jr. (Hrsg.), *Avian energetics*: 152-297. Cambridge. • 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. • RISING, J.D. (1969): A comparison of metabolism and evaporative water loss of Baltimore and Bullock orioles. *Comp. Biochem. Physiol.* 31: 915-925. • ROBINSON, D.E., G.S. CAMPBELL & J.R. KING (1976): Evaluation of heat exchange in small birds. *J. Comp. Physiol.* 105: 153-166. • ROTHWELL, N.J. & M.J. STOCK (1979): A role for brown adipose tissue in diet induced thermogenesis. *Nature* 281: 31-35. • ROTHWELL, N.J. & M.J. STOCK (1985): Biological distribution and significance of brown adipose tissue. *Comp. Biochem. Physiol.* 82A: 745-751. • RUBNER, M. (1910): Über Kompensation und Summation von funktionellen Leistungen des Körpers. *Sitz. Ber. Königl. preuss. Akad. Wiss.* 316-324. • SAALEFELD, E. von (1938): Untersuchungen über das Schmelzen bei Tauben. *vergl. Physiol.* 23: 727-743. • SAALEFELD, S. & G. HELDMAYER (1987): Effect of photoperiod and melatonin on cold resistance, thermoregulation and shivering/nonshivering thermogenesis in Japanese Quail. *J. Comp. Physiol.* 157B: 625-633. • SAALEFELD, S. (1980): Sympathetic regulation of body temperature in birds. *Acta Univ. Oulu Biol.* 8: A100. • SAALEFELD, S., R. HISSA, A. PYÖRNILÄ, R. HARJULA, M. OJANEN & M. ORELL (1989): Do birds possess brown adipose tissue? *Comp. Biochem. Physiol.* 92A: 219-228. • SALT, G.W. (1952): The relation of metabolism to climate and distribution in three finches of the genus *Carpodacus*. *Ecol. Monogr.* 22: 121-152. • SALT, G.W. (1964): Respiratory evaporation in birds. *Biol. Rev.* 39: 113-136. • SAXENA, B.B. (1957): Unterschiedliche physiologischer Konstanten bei Finkenartigen aus verschiedenen Klimazonen. *Z. vergl. Physiol.* 40: 376-396. • SCHARDIEN, B.J. & J.A. JACKSON (1979): Belly soaking as a thermoregulatory mechanism in nesting killdeer. *Auk* 96: 604-606. • SCHLEUCHER, E., R. PRINZINGER & P.C. WITHERS (1991): Life in extreme environments: investigations on the ecophysiology of a desert bird, the Australian Latham Dove (*Geopelia lathamii*). *Oecologia* 88: 73-76. • SCHMIDT-NIELSEN, K., F.R. HAINSWORTH & D.E. MURRISH (1970): Counter-current heat exchange in the respiratory passages: effect on heat and water balance. *Respir. Physiol.* 9: 263-276. • SCHMIDT-NIELSEN, K., J. KANWISHER, R.C. LASIEWSKI, J.E. JOHN & W.L. BRETZ (1966): Temperature regulation and respiration

in the Ostrich. Condor 71: 341-352. • SCHOLANDER, P. (1955): Evolution of climatic adaptation in homeotherms. Evolution 9: 15-26. • SCHOLANDER, P. (1956): Climatic rules. Evolution 10: 339-340. • SCHOLANDER, P.F., R. HOCK, V. WALTERS & L. IRVING (1950a): 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, V. JOHNSON & L. IRVING (1950b): 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 in some arctic and tropical mammals and birds. Biol. Bull. 99: 225-236. • SCHULZ, H. (1987): Thermoregulatorisches Beinkoten des Weißstörches (*Ciconia ciconia*). Analyse des Verhaltens und seiner Bedeutung für Verluste bei berängten Störchen im afrikanischen Winterquartier. Vogelwarte 34: 104-117. • SCHULZ, E. (1942): Bewegungsnormen des Weißen Störches. Z. Tierpsychol. 5: 1-37. • SCHULZ, E., Hrg. (1971): Grundriß der Vogelgeographie, Springer, Berlin, Hamburg. • SCHWAN, M.W. & D.D. WILLIAMS (1978): Temperature regulation in the common raven of interior Alaska. Comp. Biochem. Physiol. 60A: 31-36. • SELLERS, E.A. & J.W. SCOTT (1954): Electrical activity of skeletal muscle of normal and acclimatized rats on exposure to cold. Am. J. Physiol. 177: 372-376. • SIMEK, V. (1975): Specific dynamic action of a high-protein diet and its significance for thermoregulation in the golden hamster. Physiol. Bohemoslov. 24: 421-424. • SIMEK, V. (1976): Influence of single administration of different diets on the energy metabolism at temperatures of 10 and 30 °C in the golden hamster. Physiol. Bohemoslov. 25: 251-253. • SJÖSTRÖM, L. (1982): A review of fat cell characteristics in white and brown adipose tissue. Näringsforskning 26: 81-124. • SMITH, R.E. & B.A. HORWITZ (1969): Brown fat and thermogenesis. Physiol. Rev. 49: 330-425. • SMITH, R.M. & R. SUTHERS (1969): Cutaneous water loss as a significant contribution to temperature regulation in heat stressed pigeons. Physiologist 12: 358. • SMITH, R.M. (1969a): nach Abb./Text in Lasiewski R.C., Bernstein M.H. & Ohmart R.O. (1971): Cutaneous water loss in the road-runner and poor-will. Condor 73: 470-472. • SMITH, R.M. (1969b): nach Abb./Text in Sturkie, P.D. (1976): Avian Physiology. Springer-Verlag, New York, Heidelberg. • SNOW, B. & D. SNOW (1988): Birds and Berries. Calton. • SNOW, D.W. (1954): Trends in geographical variation in palaearctic members of the genus *Parus*. Evolution 8: 19-28. • SNOW, D.W. (1961-1962): The natural history of the Oilbird, *Steatornis caripensis*, in Trinidad. W.I. Zoologica (N.Y.) 46: 27-48; 47: 199-221. • STEEN, J. & P.S. ENGER (1957): Metabolic heat production in pigeons during cold exposure. J. Physiol. 101: 157-158. • STYRER, L. (1990): Biochemie. Spektrum D. Wiss., Heidelberg. • TORRE-BUENO, J.R. (1978): Evaporative cooling and water balance during flight in birds. J. exp. Biol. 75: 231-236. • TROST, C.H. (1972): Adaptations of horned larks (*Eremophila alpestris*) to hot environments. Auk 89: 506-527. • TUCKER, V.A. (1968): Respiratory exchange and evaporative water loss in the flying budgerigar. J. exp. Biol. 48: 67-87. • UDVARDY, M.G.F. (1983): The role of rest in behavioural thermoregulation of hummingbirds. Condor 85: 281-285. • VEGHIE, 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. • WALLIS, R.L. (1979): Responses to low temperatures in small marsupial animals. J. therm. Biol. 4: 105-111. • WALSBURG, G.E. & J.R. KING (1980): The thermoregulatory significance of the winter roost sites selected by robins in eastern Washington. Wilson Bull. 92: 33-39. • WANG, L.C.H., Hrg. (1980): Animal adaptation to cold. Adv. Comp. Environ. Physiol. Bd. 4, Springer, Berlin. • WEATHERS, W.W. & D.C. SCHOENBAECHLER (1976): Contribution of gular flutter to evaporative cooling in Japanese quail. J. appl. Physiol. 40: 521-524. • WEATHERS, W.W. & G.K. SNYDER (1974): Functional acclimation of Japanese Quail to simulated high-altitude. J. comp. Physiol. 93: 127-137. • WEATHERS, W.W. (1969): Climatic adaptation in avian standard metabolic rate. Oecologia 42: 81-89. • WEATHERS, W.W. (1972): Thermal panting in domestic pigeons, *Columba livia*, and the barn owl, *Nyctio alba*. J. comp. Physiol. 79: 79-84. • WEATHERS, W.W. (1977): Temperature regulation in the Dusky Munia, *Lonchura fuscans* (Cassin) (Estrildidae). Aust. J. Zool. 25: 193-199. • WEBSTER, M.D., G.S. CAMPBELL & J.R. KING (1985): Cutaneous resistance to water-vapour diffusion in pigeons and the role of the plumage. Physiol. Zool. 58: 58-70. • WEBSTER, M.D.,

G.S. CAMPBELL & J.R. KING (1985): Cutaneous resistance to water vapor diffusion in pigeons and the role of the plumage. Physiol. Zool. 58: 58-71. • WEKSTEIN, D.R. & J.F. ZOLMANN (1968): Sympathetic control of homeothermy in the young chick. Am. J. Physiol. 214: 908-912. • WELTY, J.C. (1982): The Life of Birds. Saunders, Philadelphia. • WEST, G.C. & J.S. HART (1966): Metabolic responses of Evening Grosbeaks to constant and fluctuating temperatures. Physiol. Zool. 39: 171-184. • WEST, G.C. (1960): Seasonal variation in the energy balance of the Tree Sparrow in relation to migration. Auk 77: 306-329. • WEST, G.C. (1962): Responses and adaptations of wild birds to environmental temperature. In: J.P. Hannon & E.G. Viereck (Hrg.), Comparative Physiology of Temperature Regulation. Vol. III: 291-333. Arctic Arcomed. Lab. Fort Wainwright, Alaska. • WEST, G.C. (1962): Responses and adaptations of wild birds to environmental temperature. Comp. Physiol. Temp. Reg. Arctic Arcomed. Lab. 3: 291-333. • WEST, G.C. (1965): Shivering and heat production in wild birds. Physiol. Zool. 38: 111-120. • WEST, G.C. (1968): Bioenergetics of captive Willow Ptarmigan under natural conditions. Ecology 49: 1035-1045. • WEST, G.C. (1972): Seasonal differences in resting metabolic rate of Alaska ptarmigan. Comp. Biochem. Physiol. 42A: 867-876. • WEST, G.C. (1972a): The effect of acclimation and acclimatization on the resting metabolic rate of the common redpoll. Comp. Biochem. Physiol. 45A: 293-310. • WEST, G.C. (1972b): Seasonal differences in resting metabolic rate of Alaskan ptarmigan. Comp. Biochem. Physiol. 42: 867-876. • WEST, G.C., E.R.R. FUNK & J.S. HART (1968): Power spectral density and probability analysis of electromyograms in shivering birds. Can. J. Physiol. Pharmacol. 46: 703-706. • WESTERKOV, K. (1965): Winter ecology of the partridge (*Perdix perdix*) in the Canadian prairie. Proc. New Zeal. Ecol. Soc. 12: 23-30. • WESTERKOV, K. (1966): Winter food and feeding habits of the partridge (*Perdix perdix*) in the Canadian prairie. Am. J. Zool. 44: 303-322. • WHITE, C.M. & G.C. WEST (1977): The annual lipid cycle and feeding behavior of Alaskan redpolls. Oecologia 27: 227-238. • WHITTOW, G.C. & H. RAHN, Hrg. (1984): Seabird energetics. Plenum Press, N.Y. • WILLOUGHBY, E.J. (1969): Evaporative water loss of a small xerophilous finch, *Lonchura malabarica*. Comp. Biochem. Physiol. 28: 655-664. • WITHERS, P.C. & J.B. WILLIAMS (1990): Metabolic, respiratory and hygienic physiology of an arid adapted Australian bird, the Spinifex Pigeon. Condor 92: 961-969. • YABLONKEVICH, M.L. (1972): Composition of fatty acids in subcutaneous fat deposits of migrating and nonmigrating birds. Dok. Acad. Nauk SSSR 206: 534-538. • ZAR, J.H. (1968): Standard metabolic comparisons between orders of birds. Condor 70: 278. • ZIMMERMANN, J.L. (1965): Bioenergetics of the Dickcissel, *Spiza americana*. Physiol. Zool. 38: 370-389.

Danksagung:

Frau Elke Schleucher sei herzlich für die Korrekturdurchsicht der Arbeit gedankt.

Anschrift des Verfassers:

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