



# Anzeiger

der  
**Ornithologischen Gesellschaft  
in Bayern**

Zeitschrift baden-württembergischer und bayerischer Feldornithologen

Band 15, Nr. 1

Ausgegeben im April

1976

*Anz. orn. Ges. Bayern 15, 1976: 1—47*

(Aus dem Institut für Biologie III der Universität Tübingen, Lehrstuhl  
Zoophysologie, Abt. Physiologische Ökologie)

## **Temperatur- und Stoffwechselregulation der Dohle *Corvus monedula* L., Rabenkrähe *Corvus corone corone* L. und Elster *Pica pica* L.; Corvidae<sup>1</sup>**

Von **Roland Prinzinger**

	Seite
1. Einleitung und Fragestellung	2
2. Material und Methode	3
3. Der Stoffwechsel der adulten Vögel	6
3.1 Der Tagesgang des Sauerstoffverbrauches	6
3.2 Stoffwechsel und Umgebungstemperatur	9
3.3 Stoffwechsel und Temperatur-Konditionierung	10
4. Thermoregulatorisches Verhalten .	13
4.1 Verhalten bei hohen Umgebungstemperaturen	13
4.2 Verhalten bei niedrigen Umgebungstemperaturen	18
4.3 Sonnenbaden	19
5. Der evaporative Wasserverlust	20
6. Die Entwicklung der Temperatur- und Stoffwechselregulation	23
6.1 Umgebungstemperaturen am natürlichen Brutplatz	23
6.2 Kältebelastungsversuche in verschiedenen Altersstufen	24
6.3 Die Bedeutung des Huderns für die Körpertemperatur der Jung- vögel	26
6.4 Die Entwicklung des diurnalen Temperaturzyklus	28
6.5 Der Stoffwechsel während der postnatalen Entwicklung	31
7. Diskussion	35
Zusammenfassung — Summary	43
Literatur	45

<sup>1</sup> Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft über Prof.  
Dr. E. KULZER.

Ornithologische Gesellschaft in Bayern E. V. www.biologiezentrum.at  
8 München 19, Maria-Ward-Straße 1b (Zool. Staatssammlung)  
Postscheckkonto: PA München Nr. 69 56-800  
Telefon 17 02 60  
Mitgliedsbeitrag ab 1975: DM 30.— pro Jahr  
(für Schüler und Studenten DM 15.—)

### Vorstandschafft:

Ehrenvorsitzender: Prof. Dr. Alfred L a u b m a n n †  
Vorsitzender: Dr. Walter W ü s t, 8 München 19, Hohenlohestraße 61.  
Telefon I5 53 32.  
1. Stellvertretender Vorsitzender: Dr. med. Eckard S o m m e r f e l d,  
8026 Ebenhausen  
2. Stellvertretender Vorsitzender: Werner K r a u ß, 8501 Behringersdorf,  
Wilhelm-Löhe-Weg 1  
Generalsekretär: Dr. Josef R e i c h h o l f, 8 München 19, Maria-Ward-  
Straße 1 b, (Zool. Staatssammlung)  
Schriftführer: Josef W i l l y, 8 München 70, Gräfelinger Straße 26  
Kassenwart: Erich F r a n c k, 8 München 19, Donnersbergerstraße 9/II  
Bibliothekar: Dr. Walter F o r s t e r, Zoologische Staatssammlung, 8 Mün-  
chen 19, Schloß Nymphenburg, Nordflügel (Eingang Maria-Ward-  
Straße)

### Ausschuß:

Anton B e r n e c k e r, 8 München 90, Griechenplatz 22/I  
Dr. Einhard B e z z e l, 81 Garmisch-Partenkirchen, Gsteigstr. 43, Staatl.  
Vogelschutzwarte  
Dr. Josef D i e t z, 86 Bamberg, Kunigundendamm 10/Or  
Jochen H ö l z i n g e r, 7911 Oberelchingen, Silcherweg 22  
Harald J a c o b y, 775 Konstanz, Beyerlestraße 22  
Dr. Ernst J o b s t, 8 München 70, Gelbhofstraße 3  
Manfred K a r c h e r, 8051 Eching, Hirtenstraße 31  
Dr. Manfred K r a u s, 85 Nürnberg, Am Tiergarten 30  
Eberhard v. K r o s i g k, 8 München 90, Ludmillastraße 3/III  
Günter N i t s c h e, 8 München 90, Claude-Lorrain-Straße 11/II  
Paul S c h m i d t, 8 München 2, Linprunstraße 37/IV  
Dr. Wilhelm Z e d l e r, 8 München 22, Königinstraße 12



# Anzeiger

der  
**Ornithologischen Gesellschaft  
in Bayern**

Zeitschrift baden-württembergischer und bayerischer Feldornithologen

Band 15, Nr. 1

Ausgegeben im April

1976

*Anz. orn. Ges. Bayern 15, 1976: 1—47*

(Aus dem Institut für Biologie III der Universität Tübingen, Lehrstuhl  
Zoophysologie, Abt. Physiologische Ökologie)

## **Temperatur- und Stoffwechselregulation der Dohle *Corvus monedula* L., Rabenkrähe *Corvus corone corone* L. und Elster *Pica pica* L.; Corvidae<sup>1</sup>**

Von **Roland Prinzinger**

	Seite
1. Einleitung und Fragestellung	2
2. Material und Methode	3
3. Der Stoffwechsel der adulten Vögel	6
3.1 Der Tagesgang des Sauerstoffverbrauches	6
3.2 Stoffwechsel und Umgebungstemperatur	9
3.3 Stoffwechsel und Temperatur-Konditionierung	10
4. Thermoregulatorisches Verhalten	13
4.1 Verhalten bei hohen Umgebungstemperaturen	13
4.2 Verhalten bei niedrigen Umgebungstemperaturen	18
4.3 Sonnenbaden	19
5. Der evaporative Wasserverlust	20
6. Die Entwicklung der Temperatur- und Stoffwechselregulation	23
6.1 Umgebungstemperaturen am natürlichen Brutplatz	23
6.2 Kältebelastungsversuche in verschiedenen Altersstufen	24
6.3 Die Bedeutung des Huderns für die Körpertemperatur der Jung- vögel	26
6.4 Die Entwicklung des diurnalen Temperaturzyklus	28
6.5 Der Stoffwechsel während der postnatalen Entwicklung	31
7. Diskussion	35
Zusammenfassung — Summary	43
Literatur	45

<sup>1</sup>) Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft über Prof.  
Dr. E. KULZER.

## 1. Einleitung und Fragestellung

Die etwa 100 Arten der Rabenvögel (Corvidae) gehören nach ihrer weltweiten Verbreitung zu den erfolgreichsten Vertretern der Sperlingsvögel (Passeriformes). Ihre größte Formenmannigfaltigkeit erreichen sie auf der nördlichen Halbkugel; mit zahlreichen Arten besiedeln sie aber auch die Kontinente und Inseln der südlichen Hemisphäre und fehlen nur in der Antarktis, auf Neuseeland, einigen ozeanischen Inseln sowie im südlichen Südamerika. Rabenvögel leben somit in allen Klimazonen der Erde und damit vielfach unter extremen Temperatur- und Trockenbedingungen: Z. B. sind Tannenhäher *Nucifraga caryocatactes*, Alpenkrähen *Pyrrhocorax pyrrhocorax* und Alpendohlen *P. graculus* in ihrem Lebensraum oftmals Umgebungstemperaturen von  $-30^{\circ}\text{C}$  und darunter ausgesetzt. Braunnackentraben *Corvus corax ruficollis* dagegen, die sich bevorzugt in Wüstenbiotopen aufhalten, ertragen z. B. in der Negev-Wüste unter extremen Trockenbedingungen Umgebungstemperaturen um  $50^{\circ}\text{C}$  (MARDER 1973a). Der größte Sperlingsvogel, der Kolkrabe *Corvus corax*, lebt in den arktischen, gemäßigten und subtropischen Zonen der nördlichen Halbkugel. Er ist der am weitesten verbreitete Sperlingsvogel überhaupt.

Liegt der Schlüssel zum Verständnis der erfolgreichen Ausbreitung in der großen Toleranz dieser Vögel gegenüber den verschiedenartigen Lebensbedingungen oder haben die einzelnen Arten jeweils spezifische Fähigkeiten bei der Stoffwechsel- und Temperaturregulation? Welche Rolle spielt dabei ihre Jugendentwicklung? Um eine Antwort auf diese Fragen zu finden, untersuchte ich unter verschiedenen Umgebungsbedingungen den Stoffwechsel und die Temperaturregulation der Dohle *Corvus monedula*, der Rabenkrähe *Corvus c. corone* und der Elster *Pica pica*. Alle drei Arten leben im europäischen Raum unter ähnlichen klimatischen Bedingungen. Sie unterscheiden sich aber wesentlich in ihrem Brutverhalten. Die Dohle ist ein ausgesprochener Höhlenbrüter. Ihre Jungen wachsen geschützt vor den Witterungseinflüssen heran. Die Elstern bauen ein freies, kugelförmiges Nest und bedecken so die Jungen gegen Regen, Sonne und Kälte mit einem schützenden Dach. Rabenkrähen bauen ein nach oben zwar völlig offenes, nach unten und an den Außenwänden aber sehr dichtes und gut isolierendes Nest. Die Jungvögel bleiben hier ohne Bedeckung durch das Nest den Witterungseinflüssen ausgesetzt. Die Vermutung, daß es unterschiedliche Stoffwechselleistungen bei den Jungvögeln gibt, lag nahe. Da über die postnatale Entwicklung der Temperatur- und Stoffwechselregulation von Nesthockern nur wenige Untersuchungen vorliegen (BALDWIN & KENDEIGH 1932, BÖNI 1942, DAWSON & EVANS 1957, 1960, KENDEIGH 1939, RICKLEFS & HAINSWORTH 1968), untersuchte ich bei allen drei Arten Körpertemperatur, Stoffwechsel und Tempera-

turregulation während ihrer Jugendentwicklung unter verschiedenen Temperaturbelastungen.

## 2. Material und Methode<sup>2</sup>

Alle Untersuchungen wurden an Rabenkrähen, Dohlen und Elstern durchgeführt. Die Vögel stammten aus Süddeutschland.

Zur Wärme-Konditionierung<sup>3</sup> wurden die Tiere mindestens 3 Monate lang in Laboratoriumsvolieren (1,8×1,2×1,8 m) in einem Konstantraum bei 22° C unter Naturtagbedingungen gehalten (Sommer 1974). Die Kälte-Konditionierung erfolgte in einem Klimaraum (4,5×2×2,5 m, LD 12:12) bei 5° C Umgebungstemperatur (Winter 1973/74, 1974/75). Zur Haltung stand ferner ein großer Dachboden und eine Freilandvoliere zur Verfügung. 7 Dohlen, 5 Rabenkrähen und 13 Elstern wurden unter Laborbedingungen bis zu verschiedenen Altersstufen aufgezogen. Alle wurden im Alter zwischen 1—3 Tagen aus Freilandnestern entnommen. Einen Teil der Jungvögel habe ich nach Beendigung der Versuche wieder ins Nest zurückgesetzt. 5 Dohlen, 5 Elstern und 3 Rabenkrähen wurden voll aufgezogen. 1 adulte Elster wurde im Freiland mit einem Japannetz gefangen.

Die Fütterung der Altvögel erfolgte mit Fett-Fertigfutter III der Fa. Claus, ferner mit verschiedenem Obst, Brot, Kartoffeln, Mais, Insekten, Fleisch und lebenden Mäusen. Vor den Stoffwechselversuchen erhielten die Tiere nur das standardisierte Fertigfutter. Die Jungvögel wurden mit feingeschnittenem Herz, Fleisch, zerlegten jungen Mäusen, getrockneten Insekten und verschiedenen Vitamin- und Kalkpräparaten aufgezogen.

Der Sauerstoff (O<sub>2</sub>)-Verbrauch der Vögel wurde nach dem offenen Prinzip ermittelt. Meßgeräte: Hartmann & Braun Oxytest S, 2 % Meßbereich und Hartmann & Braun MT 15—2. Die Meßwerte wurden mit einem Kipp & Zonen Mikrograph Typ BD und einem Philips PR 2210 A/21 mV-Schreiber registriert. Den Versuchsaufbau zeigen Abb. 1 und Abb. 2: Die Atmungsküvette (K) und der Vergleichslufteingang (V<sub>I</sub>) sind in einem Temperaturschrank (KS) untergebracht (Ehret). Über 2 Trocknungsgefäße mit CaCl<sub>2</sub> (TG<sub>1/2</sub>) gelangen Meßluft (M) und Vergleichsluft (V) über eine Pumpe in den Oxytest, der die Sauerstoff-Differenz beider Luftströme mißt und über einen Schreiber (S) aufzeichnet. Aus der Gewichts-differenz der Trocknungsgefäße (TG<sub>2</sub>—TG<sub>1</sub>) kann außerdem die Wasserabgabe der

---

<sup>2</sup>) Ein Teil der Freiland-Untersuchungen wäre ohne die Mithilfe meiner Freunde K. HUND und R. ORTLIEB nicht möglich gewesen. Frl. G. OECHSNER half mir bei der schwierigen Aufzucht der Jungvögel. Ihnen allen möchte ich herzlich danken. Herrn Prof. Dr. E. KULZER danke ich für die Anregung dieser Arbeit und für die mir zuteil gewordene Unterstützung.

<sup>3</sup>) Ich verzichtete auf den Begriff „Akklimation“, da in den durchgeführten Versuchen jeweils nur der Temperaturfaktor verändert wurde und verwendete dafür den von HART (1957) vorgeschlagenen Begriff der Temperatur-Konditionierung. KING & FARNER (1961) konnten zeigen, daß diese Differenzierung berechtigt ist.

Versuchstiere bestimmt werden. Einzelheiten über die genaue Meßanordnung finden sich bei WEIGOLD (1973). Während des Versuches waren die Vögel in einer Atmungsküvette (K) aus Plexiglas ( $28 \times 13 \times 23$  cm bzw.  $20 \phi \times 40$  cm) untergebracht. Der Meßluftdurchsatz betrug im Durchschnitt 40 l/h (20—60 l/h je nach Alter; Genauigkeit maximal  $\pm 3$ —5 %). In dem licht- und weitgehend schalldichten Temperaturschrank konnten verschie-

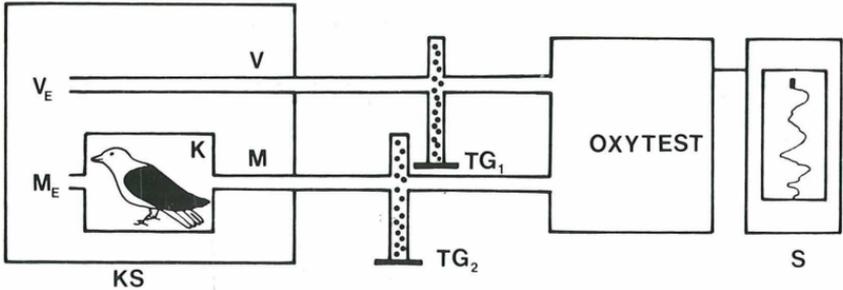


Abb. 1:

Schematischer Versuchsaufbau für Stoffwechsellmessungen. S = Schreiber, Oxytest = Meßgerät zur Sauerstoffbestimmung, TG = Trocknungsgefäße mit Calciumchlorid, K = Plexigasküvette, KS = Temperaturschrank,

$V_E$  = Vergleichsluftzugang,  $M_E$  = Meßluftzugang.

Diagrammatic view of the experimental arrangement for metabolism measurement. S = recorder, Oxytest = oxygen analyzer,  $V_E$  = reference (zero) gas inlet,  $M_E$  = sample gas inlet, TG = drying tubes with  $CaCl_2$ , KS = chamber simulating ambient temperature, K = animal chamber. See also figure 2!

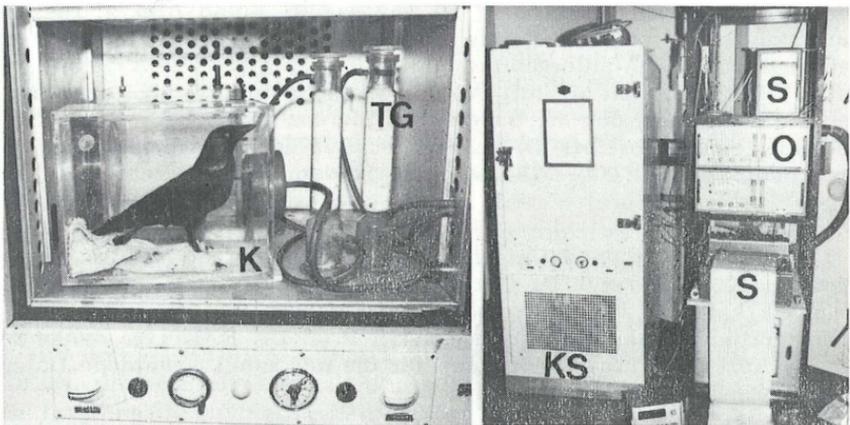


Abb. 2:

Versuchseinrichtung im Labor. Bezeichnungen wie in Abb. 1. Das linke Photo zeigt den geöffneten Temperaturschrank. Das Versuchstier (Dohle) steht in der Plexigasküvette.

dene Umgebungstemperaturen (UT; in den Abbildungen T<sub>A</sub>), Beleuchtungsprogramme und in großen Schritten die Luftfeuchtigkeit verändert werden. Die Messungen erfolgten — soweit nicht anders angegeben — nachts und begannen mit dem Ende der Aktivitätsperiode der Vögel (17 bis 21 Uhr, je nach Jahreszeit und Haltungsbedingungen). Die Tiere konnten vor den Versuchen Futter und Wasser aufnehmen. In der Regel dauerten die Messungen für jeden UT-Bereich mindestens 12 Stunden (1 Nacht). Ausgewertet wurden nur Meßergebnisse von Vögeln, die sich gut an die Versuchsbedingungen gewöhnt hatten. Solche Tiere schliefen meist schon kurze Zeit nach dem Einsetzen in die Kuvette mit zurückgelegtem Kopf wieder ein.

Die Bedeutung der Eingewöhnung für die Stoffwechsellmessungen geht aus Vergleichsmessungen mit noch unerfahrenen Vögeln hervor (Abb. 3).

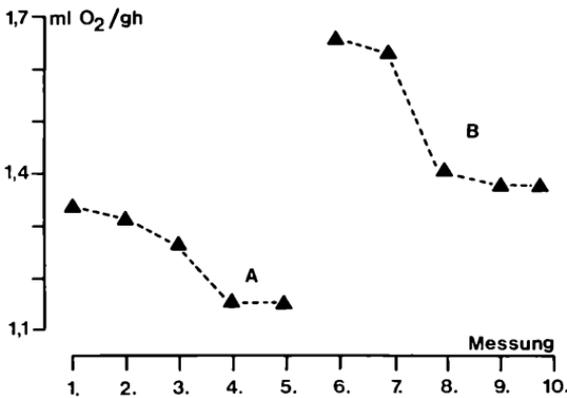


Abb. 3:

Der Einfluß der Eingewöhnung auf das Stoffwechsellniveau einer Elster. Gemessen wurde der mittlere Sauerstoffverbrauch ( $\blacktriangle$ ) während einer jeweils 12stündigen Versuchsperiode. Die einzelnen Versuche wurden an aufeinanderfolgenden Tagen durchgeführt. Vom 1. bis 5. Tag bei 20° C UT (A), vom 6. bis 10. Tag bei 10° C UT (B). Die Gewöhnung an die Bedingungen der Atmungskuvette und an die gegebenen UT-Bedingungen führt nach jeweils einigen Versuchstagen zu einer Senkung des O<sub>2</sub>-Verbrauches auf das tatsächliche Niveau des Ruhestoffwechsels.

The effect of habituation on the metabolism of a newly captured Magpie *Pica pica*. The figure shows the relation between oxygen-consumption and the number of the experiment, following one another without interruptions. After the fifth experiment ambient temperature was changed from 20 to 10° C.

Welchen Einfluß diese Verschiebung der Einzelwerte für die Beurteilung von Stoffwechsellmessungen hat, ist in Abb. 6 dargestellt. Bei der Auswertung habe ich die beiden ersten Stunden nach Versuchsbeginn (Einschlafphase) nicht berücksichtigt. Die dargestellten Werte stellen somit den **durchschnittlichen Sauerstoffverbrauch pro Nacht bei gegebener konstan-**

**ter UT dar. Der Begriff „Stundenminimalwert“ bedeutet den in einem Versuch mindestens 1 Stunde lang gehaltenen geringsten Sauerstoffverbrauch.**

Um den Sauerstoffverbrauch der Embryonen noch innerhalb der Eischale zu ermitteln, habe ich in einer Glasküvette die 4 Eier eines Rabenkrähengeleges untergebracht (UT = 38° C). Über ein Reduzierventil konnte der Luftdurchsatz so gesenkt werden (0,5—2,5 l/h), daß die für die Empfindlichkeit des Gerätes (HB MT 15—2) notwendige O<sub>2</sub>-Differenz erhalten wurde.

Alle angegebenen Stoffwechselwerte (ml O<sub>2</sub>/g · h) weisen eine apparativ bedingte Genauigkeit von maximal ± 5 % auf. Die in Abb. 4, 6, 8 und 20 eingezeichneten Linien dienen als optische Betrachtungshilfe. Sie sind nicht auf rechnerischem Wege ermittelt.

Die Bestimmung der Körpertemperatur (KT; in den Abbildungen T<sub>B</sub>) erfolgte, soweit nicht anders erwähnt, kloakal mit einem elektronischen Temperaturmeßgerät (Ultrakust, Meßbereich +15 bis +46° C, Genauigkeit ± 0,2° C, Meßtiefe ca. 2 cm).

In allen Abbildungen wurden für die drei Arten folgende Symbole benutzt: Rabenkrähe ■, Dohle ●, Elster ▲. Auf methodische Einzelheiten wird an entsprechender Stelle besonders eingegangen.

### 3. Der Stoffwechsel der adulten Vögel

#### 3.1 Der Tagesgang des Sauerstoffverbrauches

Der O<sub>2</sub>-Verbrauch unterliegt bei allen drei Arten einem ausgeprägten diurnalen Rhythmus. In Abb. 4 wird dies am Beispiel einer Elster dargestellt.

Das Versuchstier wurde dazu jeweils am Abend in die Meßapparatur gebracht (UT = 10° C) und 24 Stunden lang der O<sub>2</sub>-Verbrauch bestimmt; in dieser Zeit erhielt es weder Futter noch Wasser. Eine Versuchsserie wurde bei völliger Dunkelheit (DD) durchgeführt. Bei einer weiteren Serie (ebenfalls 5×24 Stunden) wurde eine Lichtphase zwischen 8 bis 18 h während der normalen Aktivitätsperiode gegeben (LD); die Versuchsbedingungen blieben sonst gleich. Auch in der Lichtphase zeigte die Elster nur geringe Aktivität. Zwischen die einzelnen Versuche wurden versuchsfreie Tage eingeschoben.

Der während der ganzen Nacht anhaltend niedrige Sauerstoffverbrauch (1,40 ml O<sub>2</sub>/g·h) steigt in den Morgenstunden steil auf 2,15 ml O<sub>2</sub>/g·h an. Die Steigerung beträgt ca. 54 %. Der O<sub>2</sub>-Verbrauch folgt der KT nahezu parallel. Entfällt der Licht-Dunkel-Wechsel (DD), so sinkt der O<sub>2</sub>-Verbrauch nach dem anfänglichen Anstieg in der Weckphase allmählich wieder ab. Der Rückgang erfolgt etwa mit der gleichen Geschwindigkeit (0,1 ml O<sub>2</sub>/g·h) wie bei normalem LD-Wechsel; das tiefe Stoffwechsellniveau der Nacht wird jedoch schon etwas früher erreicht.

Die bereits zwischen 6—8 Uhr noch bei Dunkelheit registrierte Stoffwechselsteigerung erfolgt wie der Anstieg der KT vor Beginn von motorischer Aktivität. Der Vogel schläft in dieser Anfangsphase

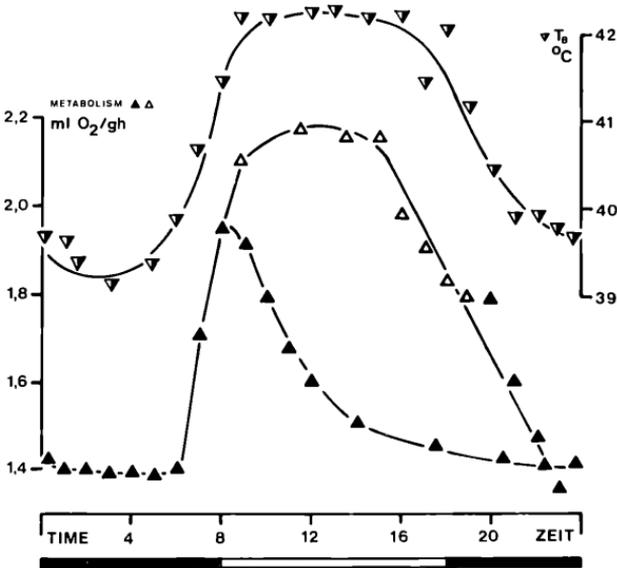


Abb. 4:

Tagesgang von Körpertemperatur ( $T_b$ , ▽, Einzelmessungen an drei verschiedenen Tagen unter LD-Bedingungen) und  $O_2$ -Verbrauch (Stundenmittelwerte aus allen Versuchen) bei einer Elster *Pica pica*. UT = 10° C. Tagesgang bei Dauerdunkel ▲—▲, Tagesgang bei Licht-Dunkel Wechsel ▲—△.

Diurnal variation in resting metabolic rate and body-temperature ( $T_b$ ) of a Magpie *Pica pica* at an ambient temperature of 10° C (LD-values ▲—△, DD-values ▲—▲). See also text!

des Tages noch fest. Erst mit dem Dunkel-Licht-Wechsel wacht er auf und entfaltet seine Aktivität in der Kuvette (Gefiederschütteln, Putzen, Strecken, Kotabgabe). Diese Stoffwechsel- und KT-Steigerung erfolgt bei allen drei Arten spontan, ohne erkennbare äußere Weckreize. Ein Gewöhnungseffekt trat ein, wenn die Versuche tagelang ohne Unterbrechung und ohne Lichtgabe durchgeführt wurden: Der Stoffwechselanstieg erfolgte dann jeden Tag etwas langsamer und der Maximalwert verschob sich auf einen späteren Zeitpunkt.<sup>4</sup>

<sup>4</sup>) Ähnliche Ergebnisse erhielten wir auch bei Untersuchungen am Fichtenkreuzschnabel *Loxia curvirostra* (PRINZINGER & HUND 1975). Sie weisen auf die synchronisierende Wirkung des LD-Wechsels als Zeitgeber für den Tagesgang des Stoffwechsels hin. ASCHOFF & POHL (1970) erhielten entsprechende Ergebnisse auch bei anderen Vogelarten. Ohne die tägliche Lichtzeitmarke läuft der Tagesgang offenbar einer längeren Periodik zu.

Der nächtliche Ruhestoffwechsel schwankt im Vergleich zum Ruhestoffwechsel während des Tages bei allen drei Arten nur wenig. Die kurzfristigen Änderungen betragen bei der Elster am Tage 0,4 bis 0,7 ml O<sub>2</sub>/g·h, bei der Dohle 0,9—1,4 und bei der Rabenkrähe 0,5 bis 0,7 ml O<sub>2</sub>/g·h. Bei Nacht können alle drei Arten ihren O<sub>2</sub>-Verbrauch über lange Zeitintervalle hinweg auf einem konstanten

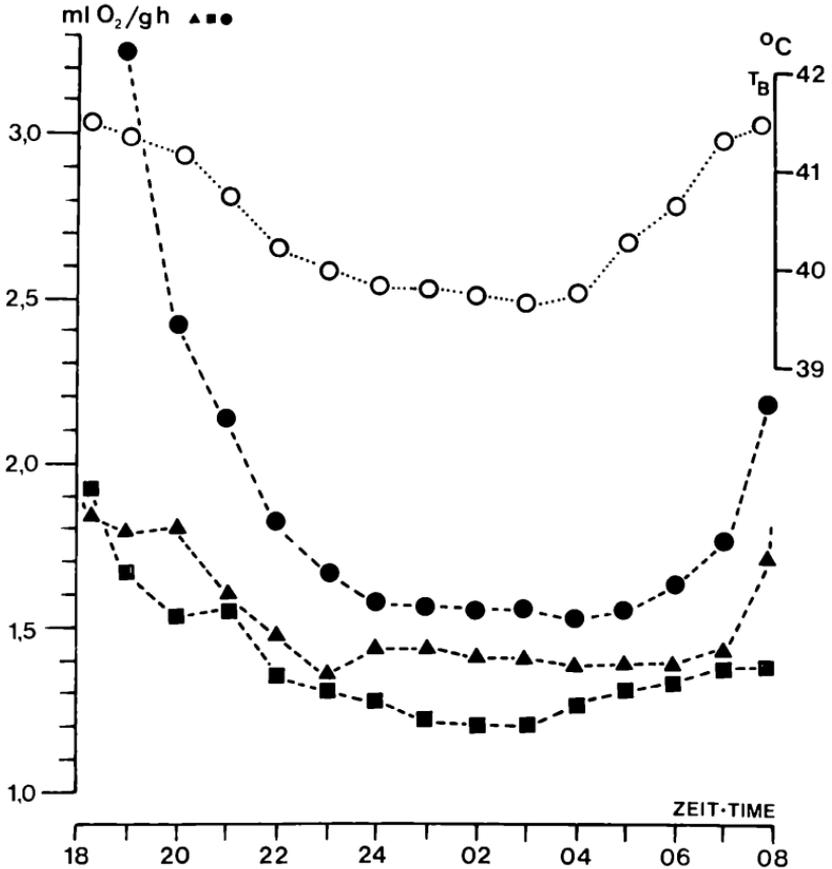


Abb. 5:

Nächtlicher Verlauf der O<sub>2</sub>-Aufnahme (linke Ordinate) bei der Dohle *Corvus monedula* (●), Rabenkrähe *C. c. corone* (■) und der Elster *Pica pica* (▲). Die Einzeldaten stellen die Stundenmittelwerte aller gemessenen Umgebungstemperaturen (vgl. Abb. 6) dar. Die offenen Kreise geben die durchschnittlichen KT-Werte (rechte Ordinate) von 4 Dohlen wieder, die bei 20° C UT gemessen wurden.

Variation in nocturnal resting metabolic rate in the Jackdaw *Corvus monedula* (●), the Carrion Crow *Corvus c. corone* (■) and the Magpie *Pica pica* (▲). ○ = body-temperature of four Jackdaws.

Niveau halten. In Abb. 5 habe ich diese Verhältnisse dargestellt. Bei der Dohle sinkt der Tagesruhowert ( $2,5-3 \text{ ml O}_2/\text{g} \cdot \text{h}$ ) im Verlaufe der Nacht um  $56-60\%$  bis auf  $1,6 \text{ ml O}_2/\text{g} \cdot \text{h}$  ab, bei der Rabenkrähe um  $40-50\%$  von  $1,8-2$  auf  $1,3 \text{ ml O}_2/\text{g} \cdot \text{h}$ . Die konstanten Nachtwerte des  $\text{O}_2$ -Verbrauches bieten sich deshalb für vergleichende Untersuchungen besonders an. Die folgenden Stoffwechseluntersuchungen wurden aus diesem Grund fast alle bei Nacht durchgeführt.

### 3.2 Stoffwechsel und Umgebungstemperatur

Der  $\text{O}_2$ -Verbrauch von einer im Winter gefangenen Elster (Gewicht  $208 \text{ g}$ ), von 4 im Labor gehaltenen Dohlen ( $1 \text{ ♂}$ ,  $3 \text{ ♀}$ , mittleres Gewicht  $193 \text{ g}$ ) und von 2 drei Monate alten, ebenfalls im Labor gehaltenen Rabenkrähen (mittl. Gewicht  $360 \text{ g}$ ) wurde bei Umgebungstemperaturen von  $0$  bis  $36^\circ \text{ C}$  ermittelt. In Abb. 6 sind die Ergebnisse dargestellt. Der niedrigste Stoffwechsel der Dohlen beträgt danach  $1,42 \text{ ml O}_2/\text{g} \cdot \text{h}$ ; er stellt sich bei einer UT von  $25^\circ \text{ C}$  ein. Der höchste gemessene Wert lag mit  $2 \text{ ml O}_2/\text{g} \cdot \text{h}$  bei  $0^\circ \text{ C}$  UT. Die niedrigsten Stundenminimalwerte betragen  $0,98 \text{ ml O}_2/\text{g} \cdot \text{h}$  bei  $20^\circ \text{ C}$  und die höchsten liegen mit  $1,92 \text{ ml O}_2/\text{g} \cdot \text{h}$  wiederum bei  $0^\circ \text{ C}$ . Alle niederen Stoffwechselwerte befinden sich zwischen  $15-26^\circ \text{ C}$  UT (thermische Neutralzone). Sie ergeben einen Durchschnittswert von  $1,55 \text{ ml O}_2/\text{g} \cdot \text{h}$ , bzw. einen durchschnittlichen Stundenminimalwert von  $1,47 \text{ ml O}_2/\text{g} \cdot \text{h}$ . Unterhalb der kritischen Temperatur ( $15^\circ \text{ C}$ ) steigt der  $\text{O}_2$ -Verbrauch kontinuierlich um  $0,03 \text{ ml O}_2/\text{g} \cdot \text{h}$  pro  $^\circ \text{ C}$  an. Zwischen  $26-36^\circ \text{ C}$  UT erfolgt der Anstieg weniger steil und beträgt nur  $0,02 \text{ ml O}_2/\text{g} \cdot \text{h}$   $^\circ \text{ C}$ . Eine besondere Hitzebelastung liegt hier offenbar noch nicht vor. Bei der Rabenkrähe liegt die thermische Neutralzone annähernd im gleichen Bereich. Der Stoffwechsel beträgt hier im Durchschnitt  $1,25 \text{ ml O}_2/\text{g} \cdot \text{h}$  (Stundenminimalwert  $1,15 \text{ ml O}_2/\text{g} \cdot \text{h}$ ). Die Einzelwerte schwanken zwischen  $1,5$  bei  $0^\circ \text{ C}$  und  $1,2 \text{ ml O}_2/\text{g} \cdot \text{h}$  bei  $20^\circ \text{ C}$ . Die dazugehörigen Stundenminimalwerte sind  $1,35$  bzw.  $1,1 \text{ ml O}_2/\text{g} \cdot \text{h}$ . Der Anstieg in der Kälte beträgt  $0,02$  und im Wärmebereich  $0,04 \text{ ml O}_2/\text{g} \cdot \text{h}$   $^\circ \text{ C}$ . Der niedrigste  $\text{O}_2$ -Verbrauch der kälteangepaßten Elster liegt zwischen  $10-22^\circ \text{ C}$  und beträgt im Durchschnitt  $1,35 \text{ ml O}_2/\text{g} \cdot \text{h}$ . Bei Kälte und bei Wärmebelastung steigt er um ca.  $0,05 \text{ ml O}_2/\text{g} \cdot \text{h}$   $^\circ \text{ C}$ .

Im Vergleich zu den beiden anderen Arten mußte die Anzahl der Versuche mit der im Winter gefangenen Elster beschränkt werden. Ein Vergleich ist daher nur bedingt möglich. In Abb. 6 sind die Werte der Elster daher kleiner eingetragen; deutlich ist jedoch, daß sie zwischen den Daten der beiden anderen Arten liegen.

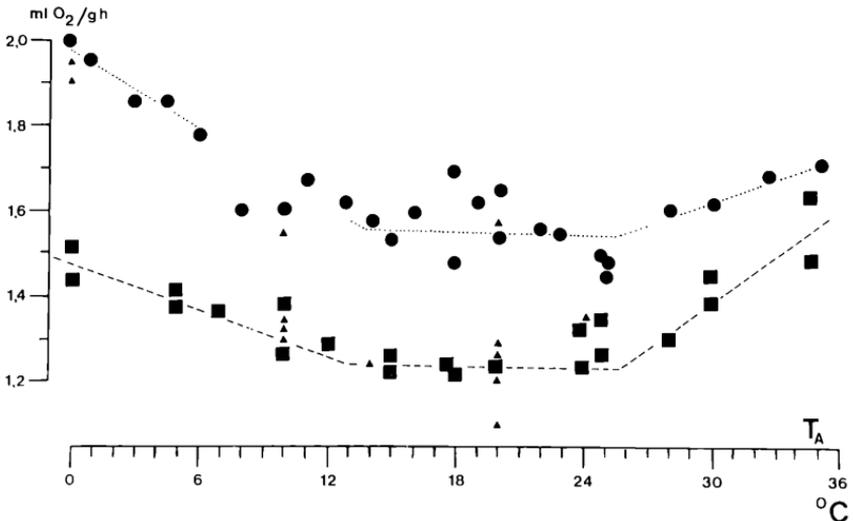


Abb. 6:

Die Abhängigkeit der nächtlichen Sauerstoffaufnahme (Ruhestoffwechsel) von der Umgebungstemperatur. Jeder Wert stellt den durchschnittlichen, über 10 Stunden gemittelten O<sub>2</sub>-Verbrauch dar. Versuchsdauer je UT mindestens 12 h. Dohle *C. monedula* (●), Rabenkrähe *C. corone* (■), Elster *Pica pica* (▲).

The relation between oxygen-consumption and ambient temperature (T<sub>A</sub>): Jackdaw *Corvus monedula* (●), Carrion Crow *Corvus c. corone* (■) and Magpie *Pica pica* (▲). Birds resting at night.

### 3.3 Stoffwechsel und Temperatur-Konditionierung

Bei den unter Kältebedingungen gehaltenen Vögeln stellte ich wiederholt eine Gewichtszunahme fest. Dies sind deutliche Anzeichen einer Temperatur-Konditionierung. Welche Bedeutung dieser Prozeß für den Stoffwechsel besitzt, sollten die folgenden Versuche zeigen.

Als Versuchstiere dienten vier zweijährige Dohlen, für die Gewichtsbestimmung zusätzlich eine Rabenkrähe und eine Elster. Die Vögel wurden zunächst eine Woche lang bei 22° C UT in der Klimakammer eingewöhnt und dann einer langsamen Abkühlung unterworfen. Die UT wurde täglich um 1° C gesenkt; vom 22. Tag an blieb sie 38 Tage lang bei 5° C konstant. 2 Dohlen wurden zur Gewichtskontrolle bei 22° C im Konstantraum gehalten. Während der ganzen Versuchsdauer wurde regelmäßig das Gewicht der Vögel bestimmt. Bei den zwei der Kältebelastung unterworfenen Dohlen habe ich vom Versuchsbeginn an und während der gesamten Konditionierung den O<sub>2</sub>-Verbrauch bei 10° C UT ermittelt. Nach 12 Tagen (bei 5° C) wurde der O<sub>2</sub>-Verbrauch zusätzlich auch bei anderen Umgebungstemperaturen bestimmt. Die Versuche erfolgten im November/Dezember 1974, in einer Jahreszeit, in der auch unter natürlichen Bedingungen ähnli-

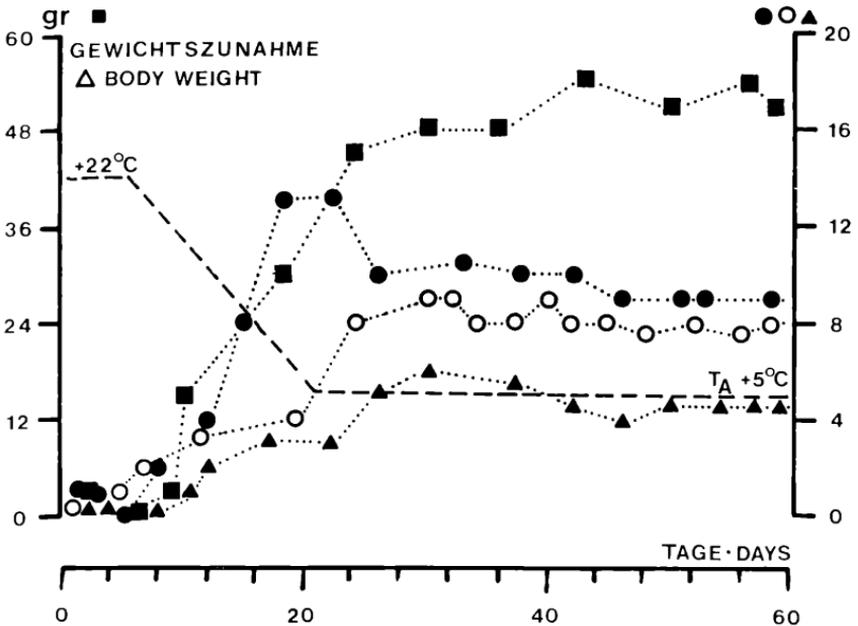


Abb. 7:

Die Zunahme des Körpergewichtes bei Kälte-Konditionierung. Rabenkrähe (■), Dohle (●), Elster (▲). Gestrichelt: Umgebungstemperatur.

The change of body-weight in relation to duration of conditioning. Carrion Crow *Corvus c. corone* (■), Jackdaw *Corvus monedula* (●), Magpie *Pica pica* (▲). Dashed line: Ambient temperature of the conditioning room.

che Kältebelastungen auftreten. Die Versuchstiere hatten im Labor bereits eine Herbstmauser durchgemacht.

Alle Versuchstiere — außer den Kontrollen — nahmen während der Kältebelastung zu: die Elster um 4 g (+ 2% des Anfangsgewichtes), die zwei Dohlen um durchschnittlich 8 g (+ 5%) und die Rabenkrähe um 54 g (+ 15%). Dieser Zuwachs begann bei Senkung der UT und stabilisierte sich wenige Tage nach Erreichen der Versuchstemperatur von 5° C (Abb. 7).

Der vor und nach der Kälte-Konditionierung ermittelte O<sub>2</sub>-Verbrauch der Dohlen ist auf das Gewicht der Vögel bezogen sowohl im Bereich der thermischen Neutralzone wie auch bei den niedrigen Umgebungstemperaturen unterschiedlich (Abb. 8). Nach der Kälte-Konditionierung liegt er im Bereich der thermischen Neutralzone um 8% niedriger und beträgt nur noch 1,42 ml O<sub>2</sub>/g·h (vorher 1,55 ml O<sub>2</sub>/g·h). Berücksichtigt man jedoch die durchschnittliche Gewichtszunahme von 5% und die Tatsache, daß es sich hierbei im wesentlichen um nur gering stoffwechselaktives Depotfett handelt, so dürfte

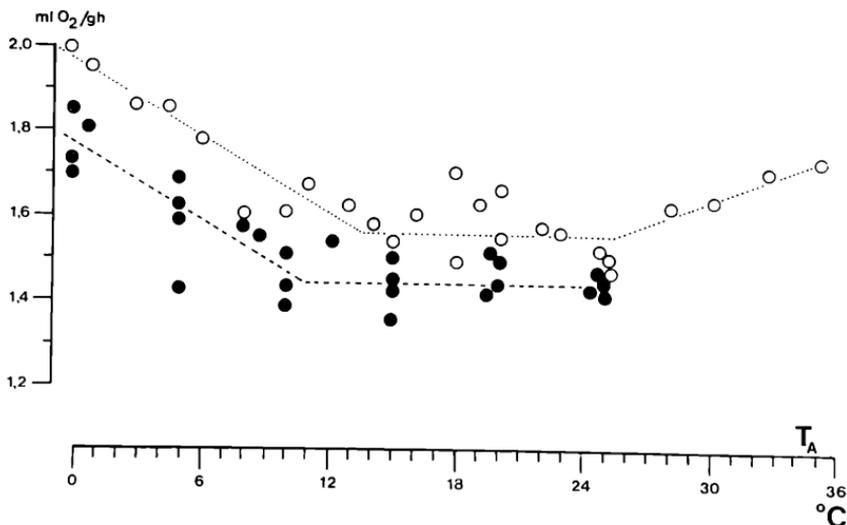


Abb. 8:

Die Abhängigkeit des nächtlichen O<sub>2</sub>-Verbrauches (10-Stunden-Mittelwerte) von der UT und der Konditionierung bei der Dohle *C. monedula*. Auf 22° C konditionierte Vögel (○), auf 5° C konditionierte Vögel (●).

The relation of oxygen-consumption to ambient temperature in Jackdaws *Corvus monedula* resting at night. Birds conditioned to 5° C (●), birds conditioned to 22° C (○); n = three birds.

die effektive Änderung des Stoffwechsels sehr gering sein. Die Anstiegsrate des O<sub>2</sub>-Verbrauches im Bereich der niedrigen Umgebungstemperaturen ist ebenfalls kaum verändert; sie beträgt hier nur 0,03 ml O<sub>2</sub>/g·h pro ° C.<sup>5</sup>

Klar ist dagegen die Verschiebung der unteren kritischen Temperatur von 15 auf ca. 11° C zu erkennen. Obwohl es bisher keine Untersuchungen über die gesamte thermische Isolation der Dohlen gibt, kann nach diesen Daten bereits eine Verbesserung der Isolation angenommen werden, denn der minimale O<sub>2</sub>-Verbrauch wird auch bei steigender Kältebelastung nicht weiter erhöht. Dies geht anschaulich auch aus Abb. 9 hervor, in der die Stoffwechselreaktion von 2 Dohlen im Verlaufe der gesamten Versuchsperiode dargestellt ist.

<sup>5</sup> Zu einem ähnlichen Ergebnis führten z. B. auch die Untersuchungen von RAUTENBERG (1969) an Tauben und WEST (1972) an Schneehühnern.

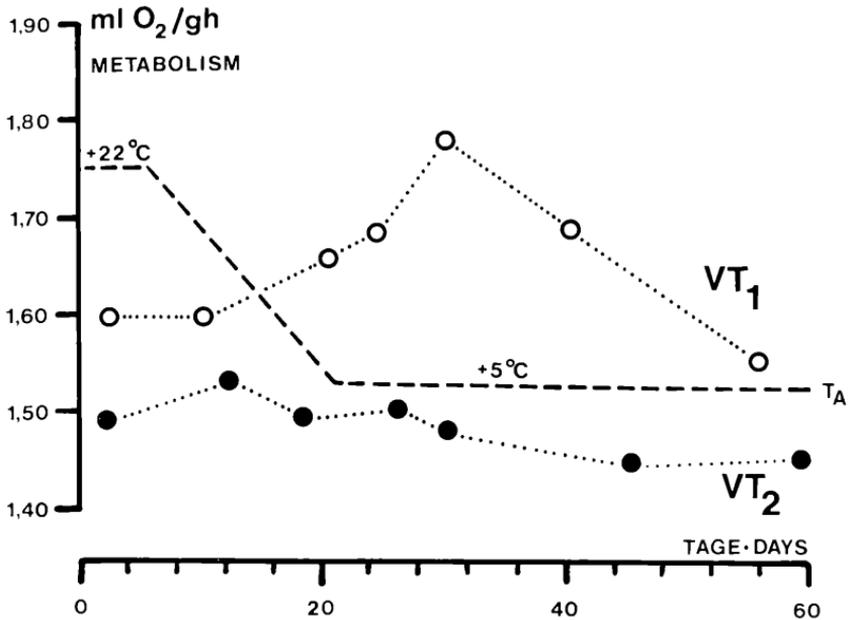


Abb. 9:

Der Sauerstoffverbrauch bei 10° C UT von zwei Dohlen *C. monedula* in Abhängigkeit von der Konditionierungsdauer (10-Stunden-Mittelwerte). Gestrichelt: Verlauf der Umgebungstemperatur der Klimakammer. Versuchstier 1 reagierte zunächst mit einem Stoffwechselanstieg, erreichte aber im Verlauf der Konditionierungsperiode wieder ein tieferes Niveau. Beim Versuchstier 2 nahm der O<sub>2</sub>-Verbrauch langsam ab.

The relation between oxygen-consumption (measured at 10° C) of two Jackdaws *Corvus monedula* and duration of conditioning. Dashed line: Ambient temperature of the conditioning-room.

#### 4. Thermoregulatorisches Verhalten

##### 4.1 Verhalten bei hohen Umgebungstemperaturen

Steigt die KT unter Hitzebelastung auf ca. 43° C an, so reagieren alle drei Arten mit ausgeprägtem thermoregulatorischem Verhalten. Dies zeigt sich z. B. durch Hecheln (Abb. 10), durch typische Körperhaltungen und Gefiederstellungen im Zusammenhang mit veränderter peripherer Durchblutung. Beim Hecheln schwankt die auslösende hohe KT nach dem Alter der Vögel. Deshalb untersuchte ich die Reaktionen bei adulten Tieren und bei Nestlingen.

Die Vögel wurden dazu in einen Temperaturprüfschrank bei UT = 40° C gebracht, dessen Innenraum zur Schallisolierung mit Schaumstoff ausgekleidet war. Mit einem Mikrophon habe ich die Atemstöße auf Tonband

registriert und später ausgewertet. Gleichzeitig wurde zu Beginn des Hechelns die KT gemessen. Untersucht wurden adulte Dohlen und Rabenkrähen sowie junge Elstern und Rabenkrähen.

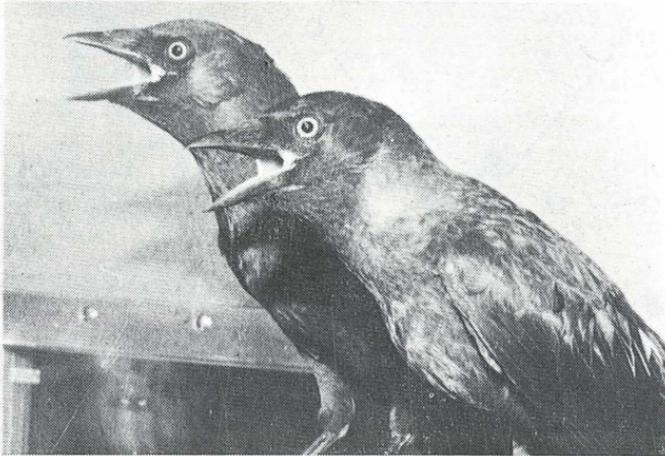


Abb. 10:  
Hechelnde Dohlen (Panting Jackdaws).

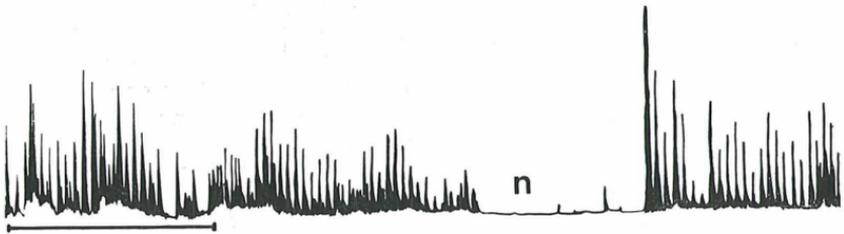


Abb. 11:  
Hechelfrequenz einer Dohle *C. monedula*. Originalkurve einer Hechelperiode. Umgebungstemperatur 40° C. Jede Zacke markiert einen Atemstoß. Die Ordinatenhöhe ist ein relatives Maß für die Tiefe der Hechelbewegung. Bei normaler Atmung (n) wurden keine Ausschläge des Schreibers registriert. Der waagrechte Balken markiert eine Zeitdauer von 15 Sek. Frequency of panting of a Jackdaw. Ambient Temperature 40° C. The line beyond the curve marks 15 sec. n = normal respiration.

Bei den adulten Vögeln beginnt das Wärmehecheln, noch ehe andere Verhaltensweisen auftreten. Die ermittelte Hechelfrequenz schwankt zwischen 80—150/min. Sie zeigt keine direkte Beziehung zur UT sondern variiert sprunghaft. Perioden niedriger Frequenz wechseln mit solchen hoher Frequenz. Dazwischen gibt es Pausen oh-

ne beschleunigte Atmung (Abb. 11). Die Atemtiefe unterliegt ebenfalls größeren Schwankungen. Der hechelnde Vogel sperrt den Schnabel auf. Bei extremer Belastung ist so die Vor- und Rückwärtsbewegung der Zunge, die sich auch vom Unterschnabel abheben kann, gut zu beobachten. Während des Hechelns ist der Hals besonders lang gestreckt. Wiederholt beobachtete ich eine heftige Speichelsekretion: der Speichel verteilte sich über den Schnabel und tropfte zu Boden. Dies trat besonders häufig bei den Nestlingen auf.

Führt das Hecheln noch zu keiner ausreichenden Entlastung der Wärmebilanz, so folgen typische Veränderungen der Körperhaltung und der Gefiederstellung: Eine leichte Spreizung der Flügel nach abwärts gibt auf der Rückenseite und an den Flanken Hautbezirke (Apterien) frei, an denen der Wärmedurchgang vom Gefieder unbehindert erfolgen kann (Abb. 12a). Auch an den anderen Körperstellen kommt es zu einer Auflockerung des Gefieders. Eine verstärkte Wärmeabgabe erfolgt ferner über die unbefiederten Beine, deren Durch-

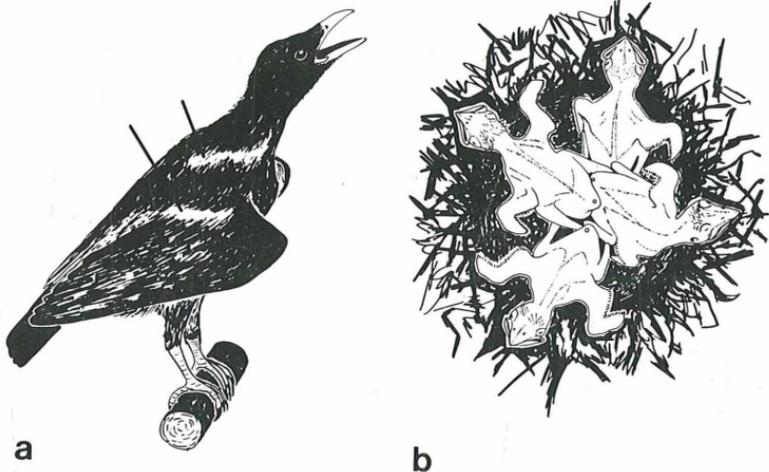


Abb. 12:

a: Hechelnde Rabenkrähe unter Wärmebelastung. Der Hals und die Beine sind gestreckt. Durch Absenken der Flügel werden federlose Hautstellen (Apterien, durch Striche markiert) frei, an denen verstärkte Wärmeabgabe möglich wird. b: Jungvögel geben unter Wärmebelastung den Kontakt untereinander auf. Sie streben sternförmig auseinander. Die wärmeabgebende Oberfläche wird dadurch stark erhöht.

a: Adult Carrion Crow *Corvus c. corone* exposed to heat stress. The bird is panting. The neck and legs are stretched. By lowering its wings, the bird exposes featherless areas of its body, where more intense heat-loss is possible.

b: Young Carrion Crows in heat-stress conditions. Mutual contact is given up. The nestlings form a star-shape when trying to avoid contact with each other. Rate of heat-transfer is increased by increased body surface.

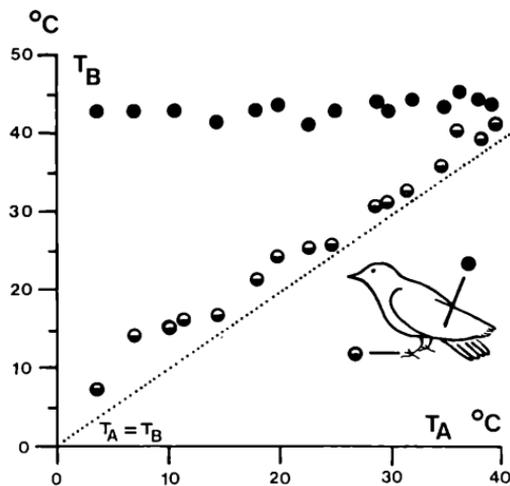


Abb. 13:

Fuß- und Körpertemperatur ( $T_B$ ) der Dohle *C. monedula* in Abhängigkeit von der Umgebungstemperatur ( $T_A$ ) nach jeweils einstündigem Aufenthalt. Punktiert:  $T_A = T_B$ .

Variation of foot- and body-temperature ( $T_B$ ) of the Jackdaw *Corvus monedula* as a function of ambient temperature ( $T_A$ ). Dotted line:  $T_A = T_B$ .

blutung so gesteigert wird, daß sich ihre Oberflächentemperatur der Temperatur des Körperkerns (kloakal) immer mehr nähert. Dies geht anschaulich aus einem Versuch hervor, in dem gleichzeitig die Kloakaltemperatur und die Fußtemperatur in einem UT-Bereich von 0—40° C gemessen wurde (Abb. 13).

Die Jungvögel der drei Arten schlüpfen völlig nackt und blind. Sie machen einen hilflosen Eindruck. Die Versuche mit frischgeschlüpften Elstern und Rabenkrähen zeigten jedoch gegenüber hohen UT schon in den ersten Lebenstagen ein ausgeprägtes thermoregulatorisches Verhalten: Bei UT um 25° C halten sie untereinander engen körperlichen Kontakt. Steigt die UT auf Werte über 38° C an, so rücken sie auseinander (Abb. 12b) und vermeiden den Kontakt untereinander. Sie strecken ihren Kopf an den Nestrand und spreizen ihre noch unbefiederten Flügel (Abb. 14a). Größere Junge versuchen dabei aufzustehen. Alle diese Reaktionen dienen einer besseren Wärmeabgabe. Gleichzeitig ist eine stark erhöhte periphere Durchblutung an der kräftigen Rötung der Haut erkennbar. Führen diese Maßnahmen noch zu keiner Temperaturabsenkung, so beginnen auch die Jungvögel zu hecheln. Bereits am 1. Lebenstag kann das Hecheln bei einer Kloakaltemperatur von 41—42° C induziert werden. Die Jungvögel strecken dabei den Kopf zum Nestrand, sperren den Schnabel und

führen die typischen Hechelbewegungen aus. Abb. 15 zeigt die mit der Wärmeeinwirkung ansteigende Körpertemperatur, die hier fortlaufend registriert wurde. Kurz nach Beginn des Hecheln und nach Absetzen der Wärmebelastung sinkt die Temperatur des Jungvogels wieder deutlich ab.

Steigt die KT bedrohlich an (43—44° C), so geben die Jungvögel in untypischer Weise besonders flüssigen Kot ab. Sie zeigen hektische Aktivität und versuchen das Nest zu verlassen. Die heftigen Bewegungen werden dabei immer wieder durch Starrezustände unterbrochen, die einige Sekunden dauern.

Als besonders gefährlich erweist sich für die Jungvögel direkte Sonneneinstrahlung: Ein fatales Ende nahm ein Versuch, bei dem drei junge Elstern etwa 30 Min. starker, direkter Sonneneinstrahlung ausgesetzt waren. Obwohl sie alle thermoregulatorischen Abwehrreaktionen zeigten, war ihre zarte Haut anschließend stark gerötet und zeigte später die typischen Symptome von Verbrennungen. Alle drei Elstern starben zwei Tage nach dem Versuch. In der Natur sind besonders die jungen Rabenkrähen von dieser Gefahr betroffen, da sie als einzige der drei Arten keine Nestbedeckung besitzen. Ein wirksamer aktiver Schutz gegen einen solchen „Sonnenbrand“ bietet erst das Jugendgefieder.

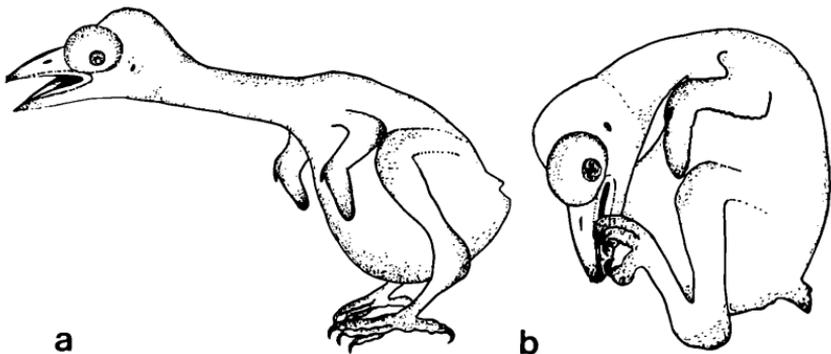


Abb. 14:

a. Nestling in Hitzestellung. Der Kopf ruht auf dem Nestrand. Der langgestreckte Hals, die abgespreizten Extremitäten und das Hecheln führen zu maximaler Wärmeabgabe. Der Körper wird von der isolierenden Nestunterlage abgehoben. b. Kältestellung. Der Jungvogel sitzt kugelförmig zusammengekauert. Die wärmeabgebende Oberfläche ist im Vergleich zum Volumen stark verringert.

Young Carrion Crow *Corvus c. corone* in heat-stress position (a). The head is resting on the edge of the nest. Stretched neck, spread extremities and panting result in an optimum of heat transfer. The body is lifted up from the insulation of the nest. Position in cold (b): The nestling's body is curled into a ball-shape. The surface which loses heat is, in comparison to volume, minimized.

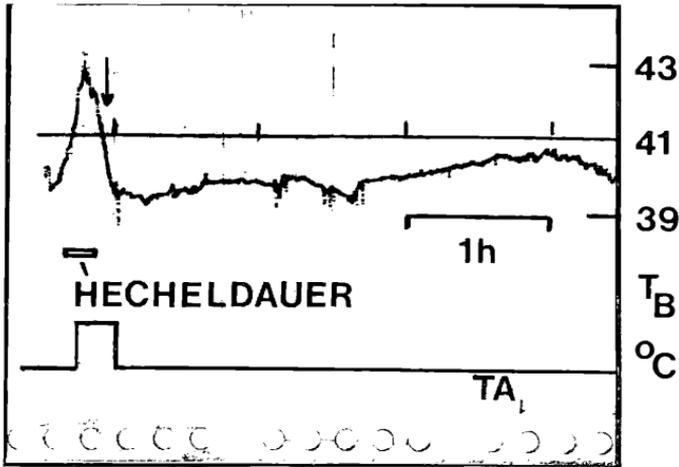


Abb. 15:

Gang der Körpertemperatur beim Hecheln (Originalkurve). Versuchstier: junge Rabenkrähe, Alter: 12 Tage. Über einen NTC-Widerstand, der unter dem Flügel bei der großen Armarterie angebracht war, wurde im 2-Sekunden-Abstand die Temperatur fortlaufend (von rechts nach links) registriert. Der Hechelbeginn ( $KT = 42,6^{\circ}C$ ) ist durch einen Pfeil markiert. Die  $KT$  steigt noch zu Beginn des Hecheln bis  $43^{\circ}C$  an und fällt dann wieder deutlich ab. Den Gang der Umgebungstemperatur ( $T_A$ ) gibt schematisch die untere Kurve wieder.

#### 4.2 Verhalten bei niedrigen Umgebungstemperaturen

Bei Abkühlung suchen die Jungen aller drei Arten im Nest einen möglichst engen Kontakt zueinander. Sie ducken sich in der Nestmitte, legen die Extremitäten eng an den Körper und nehmen so Kugelgestalt an. Der Kopf wird dabei nach unten auf den Bauch gesenkt (Abb. 14b). Während die Jungen im Hitzestress sternförmig auseinanderstreben, werden jetzt die Köpfe in die Mitte des von den Jungen gebildeten Körperknäuels genommen; nur der Rücken zeigt zum Nestrand. In dieser Haltung bildet die ganze Jungengemeinschaft eine thermoregulatorische Einheit. Die wärmeabgebende Oberfläche der Gruppe ist auf die freie Rückenpartie beschränkt und im Vergleich zum Einzeltier somit erheblich verringert. Entsprechend erfolgt in der Gruppe die Auskühlung auch langsamer als beim Einzeltier. Dies geht aus folgendem Versuch hervor: Junge Rabenkrähen wurden in verschiedenen Altersstufen einzeln oder zu zweien 30 Min. lang einer  $UT$  von  $15^{\circ}C$  ausgesetzt. Zu Beginn und am Ende der Versuche wurde ihre  $KT$  bestimmt (Tabelle 1). Sobald die Jungen größer sind und ein dichtes Federkleid besitzen, füllen sie mit ihrem Körper

das gesamte Nest aus. Die Rückenpartie der Tiere schließt sodann das Nest von oben vollständig ab, so daß die wärmeabgebende Oberfläche noch weiter vermindert ist.

Tab. 1: Absenkung der Körpertemperatur junger Rabenkrähen bei 15° C Umgebungstemperatur (30 Min., Windgeschwindigkeit ca. 0,5 m/sec.).

Alter der Jungen in Tagen	Absenkung der Körpertemperatur in ° C bei	
	1 Junges allein	2 Junge zusammen
5	7,5	6,8
7	6,9	4,8
9	5,3	2,4
15	3,0	2,0
19	1,2	0,8

Unter Kältebelastung konnte ich an den Flügeln und Beinen der Jungvögel Hauttemperaturen messen, die nur wenig über der UT lagen. Die Haut war weiß und nur wenig durchblutet. Die für die Steuerung von Wärmeabgabe und Wärmekonservierung wichtige Regulation des peripheren Kreislaufes zeigt sich hier bereits in den ersten Lebenstagen.

### 4.3 Sonnenbaden

Bei allen drei Arten beobachtete ich schon im Alter von 12—14 Tagen die Reaktion des „Sonnenbadens“. Die Frage, ob es sich hierbei nur um eine Aufwärmung des Körpers von außen handelt, steht offen. Am häufigsten konnte ich diese Reaktion bei einem plötzlichen Anstieg der Lichtintensität feststellen. Die Umgebungstemperatur scheint dabei aber nicht die entscheidende Rolle zu spielen, denn häufig waren es Jung- oder auch Altvögel, die bereits eine erhöhte KT hatten und dazu sogar noch hechelten (Abb. 16). Das Sonnenbaden dient offenbar nicht nur einem Gewinn an Strahlungswärme.<sup>6)</sup>

Verschiedene Komponenten kennzeichnen dieses Verhalten: Bei hoher Intensität legt sich der Vogel auf den Boden, breitet beide Flügel aus, streckt den Hals lang aus und sträubt das Kleingefieder. Ist die Reaktion nur schwach ausgeprägt, so wird allein das Nacken- oder das Wangengefieder gesträubt und der Kopf in Richtung zum Lichteinfall gedreht. Der Vogel verharrt dabei meist kurzzeitig (mehrere Sekunden) regungslos.

<sup>6)</sup> SIMMONS (1964) ist u. a. der Ansicht, daß es sich dabei um eine Abwehr von Schädlingen handelt. KENNEDY (1968, 1969) schreibt ihm auch Bedeutung bei der Vitamin-D-Produktion und NICOLAI (1962) außerdem bei der Melanin-Produktion zu.



Abb. 16:

Sonnenbaden und gleichzeitiges Hecheln bei der Dohle. Der Pfeil markiert die Richtung des Lichteinfalls. Das Augenlid ist auf dieser Seite heruntergezogen.

Sunbathing (low intensity) while panting in the Jackdaw *Corvus monedula*. The arrow shows the direction of the sunlight. The eyelid is shut.

## 5. Der evaporative Wasserverlust

In 44 Versuchen wurde der evaporative Wasserverlust bestimmt. Meßluft und Vergleichsluft (gleicher Luftdurchsatz) wurden vor Eintritt in den Oxytest (Abb. 1) in Trocknungsgefäßen mit  $\text{CaCl}_2$  wasserfrei gemacht. Über die Gewichts-differenz beider Gefäße (nach zwölfstündiger Versuchsdauer konnte die Wasserabgabe der Vögel auf  $\pm 1\%$  ( $\pm 0,1 \text{ ml H}_2\text{O}$ ) bestimmt werden. Bei Umgebungstemperaturen bis zu  $30^\circ \text{C}$  wurden nur 12-, über  $30^\circ \text{C}$  dagegen nur 4—5stündige Messungen ausgewertet. Die Versuchstiere atmeten Luft mit 40—85% rel. Feuchte, entsprechend der UT. Vorgetrocknete Luft wurde nicht verwendet, da sie rasch zu einer Entzündung der Atemwege führte. 20 Versuche wurden mit 2 kaltkonditionierten ( $5^\circ \text{C}$ ) und 24 Versuche mit 4 warmkonditionierten ( $22^\circ \text{C}$ ) Dohlen durchgeführt.

In Abb. 17a und b habe ich den evaporativen Wasserverlust in Beziehung zum Körpergewicht und zum Sauerstoffverbrauch gesetzt. Zwischen  $0—36^\circ \text{C}$  UT verlaufen beide Kurven gleich. Sie zeigen eine positive Korrelation zur steigenden UT mit steigenden Werten in Richtung hoher Temperatur (e-Funktion, COULOMBE, 1970). Auch innerhalb der vom Sauerstoffverbrauch gekennzeichneten thermischen Neutralzone ( $15—25^\circ \text{C}$ ) erfolgt ein Anstieg. Zwischen  $0—10^\circ \text{C}$

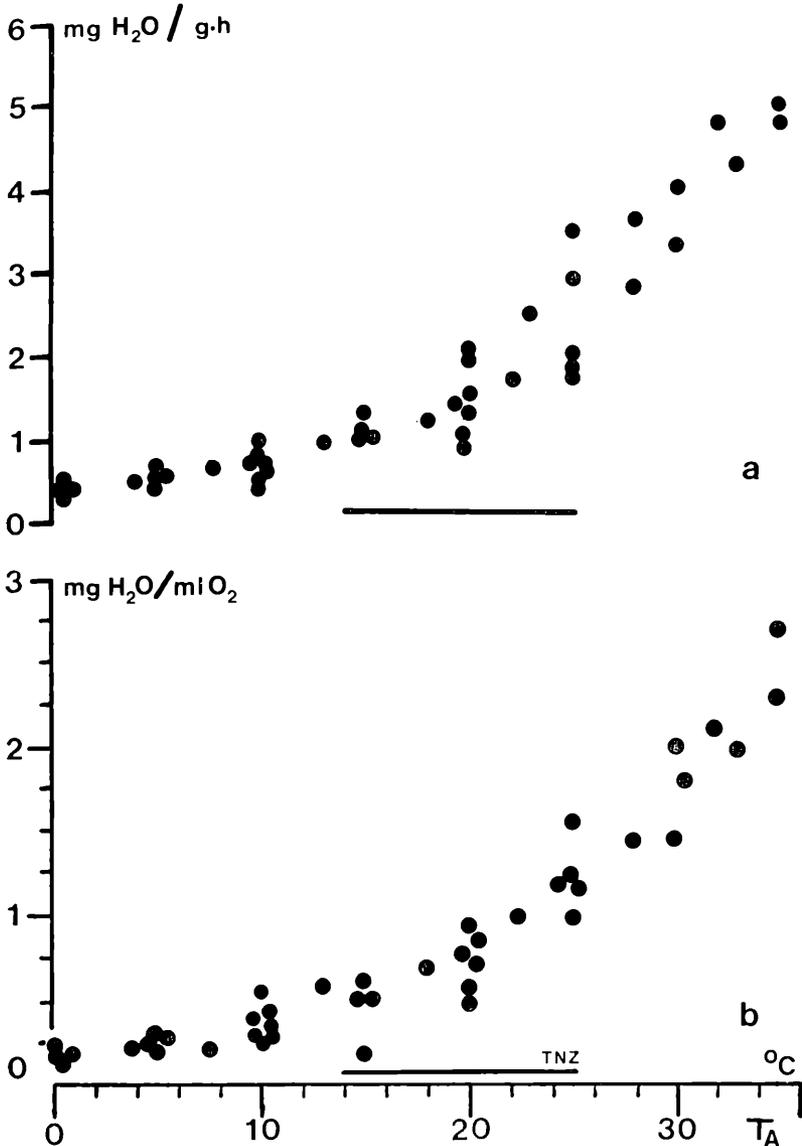


Abb. 17:

Der evaporative Wasserverlust bei der Dohle im Verhältnis zum Körpergewicht (a) und zur Sauerstoffaufnahme (b) in Abhängigkeit zur Umgebungstemperatur ( $T_A$ ). Gemessen wurden 4 Vögel in insgesamt 44 Versuchen. Versuchsdauer mind. 12 h pro UT. TNZ = thermische Neutralzone. Ratio of evaporative water loss to body-weight (a) and to oxygen-consumption (b) in relation to ambient temperature ( $T_A$ ) in Jackdaws *Corvus monedula* resting during night. TNZ = Thermoneutral zone.

beträgt die Steigerung 0,01 mg, zwischen 10—20° C 0,04 mg, zwischen 20—30° C 0,1 mg und zwischen 30—35° C 0,2 mg H<sub>2</sub>O/ml O<sub>2</sub> pro °C. Demnach verliert eine Dohle bei 25° C UT in 24 Stunden etwa 12 ml Wasser an ihre Umgebung; bei 35° C UT steigt diese Menge auf das Doppelte. Bei den Versuchen konnten keine Unterschiede zwischen warm- und kaltkonditionierten Dohlen festgestellt werden.

Legt man für den evaporativen Wasserverlust pro 1 mg H<sub>2</sub>O 0,58 cal zugrunde, so ergeben sich die in Abb. 18 dargestellten Energieverhältnisse: Die Wärmeabgabe durch den evaporativen Wasserverlust nimmt mit steigender Umgebungstemperatur exponentiell zu. Sie beträgt z. B. bei 0° C 2 %, bei 20° C 12 % und bei 35° C 34 % von der gesamten Wärmeabgabe. Zieht man die Wärmeabgabe

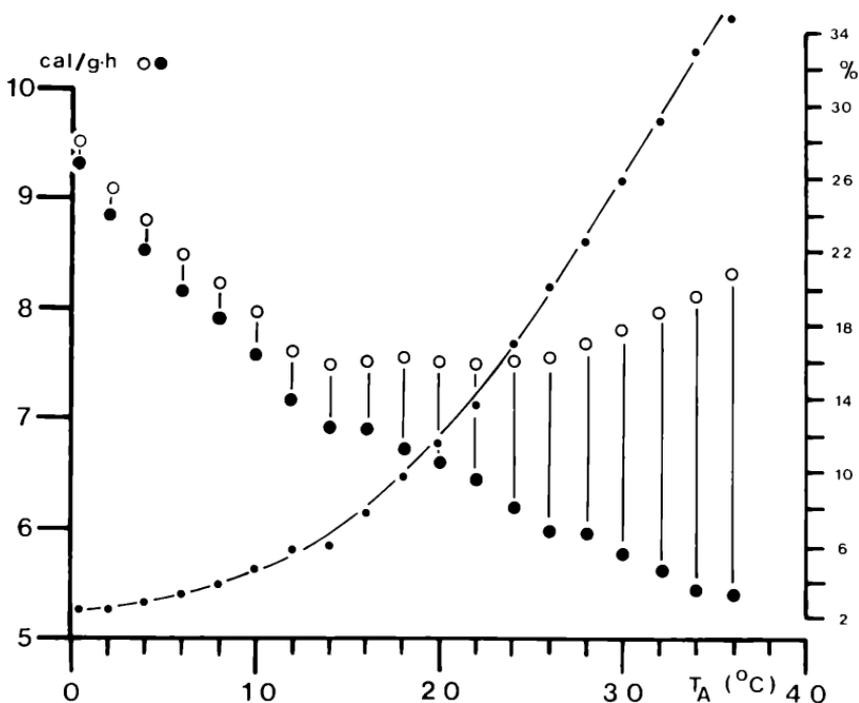


Abb. 18:

Gesamtenergieproduktion (○) und Wärmeabgabe durch evaporativen Wasserverlust (●—○) bei der Dohle *C. monedula* (n = 4 Vögel) in Abhängigkeit zur Umgebungstemperatur. (— • — • —) = prozentueller Anteil der Wärmeabgabe durch den Wasserverlust an der Gesamtenergieproduktion (linke Ordinate). Jeder Wert stellt das Ergebnis eines mindestens 12stündigen Versuches dar.

Metabolic heat production (○) and percentage of heat dissipated by evaporation (●—○) in relation to ambient temperature in the Jackdaw *Corvus monedula*. Heat dissipated by evaporative water loss (— • — • —).

durch den Wasserverlust von der gesamten Wärmeproduktion ab, so verbleibt ein Rest, der im gesamten Temperaturbereich eine abfallende Tendenz zeigt (Abb. 18, geschlossene Kreise). Nähert sich die UT der KT, erreicht dieser einen Wert von ca. 5 cal/g·h.

## 6. Die Entwicklung der Temperatur- und Stoffwechselregulation

### 6.1 Umgebungstemperaturen am natürlichen Brutplatz

Die Nestlinge der Rabenvögel sind nach dem Schlüpfen aus dem Ei klein, nackt und blind; sie werden in ca. 4 Wochen flügge und sind während dieser langen Zeit den herrschenden Umgebungsbedingungen ausgesetzt. Die größte Bedeutung erlangt dabei die während der Brutperiode herrschende Umgebungstemperatur. Besonders bei den Freibrütern Rabenkrähe und Elster haben die Jungen nur geringen Schutz durch das Nest; sie müssen von den Altvögeln daher intensiv gehudert werden. Welchen Kälte- und Hitzebelastungen die jungen Dohlen in einer Bruthöhle ausgesetzt sind, wurde an einem natürlichen Brutplatz in Weingarten/RV, (Turm der Basilika), zwei Monate

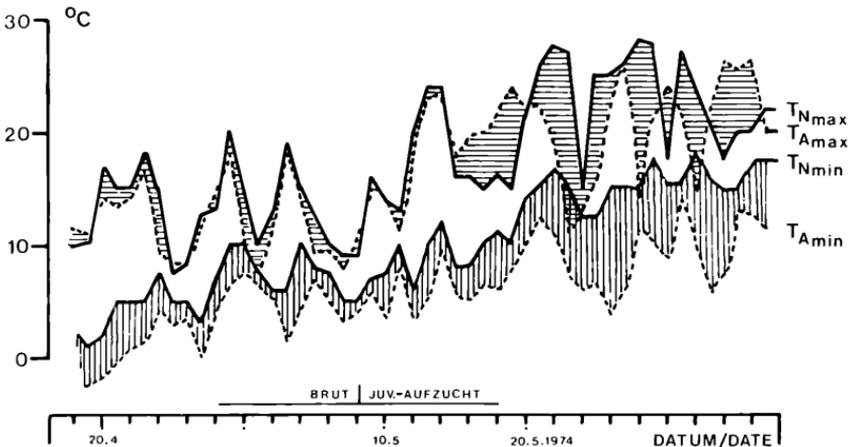


Abb. 19:

Gang der Temperatur der Außenluft ( $T_A$ ) und der Temperatur in der Nisthöhle ( $T_N$ ) einer Dohle zur Brutzeit. Ort: Turm der Basilika Weingarten/RV, Baden-Württemberg.  $T_{Nmax}$ ,  $T_{Nmin}$  = Extremwerte der Nisthöhle.  $T_{Amax}$ ,  $T_{Amin}$  = Extremwerte der Außenluft. Die schraffierte Fläche zwischen den einzelnen Kurven spiegelt die Pufferung der Extremwerte wieder, die besonders im Bereich der niederen Umgebungstemperaturen sehr deutlich zu erkennen ist.

Ambient air temperature ( $T_A$ ) and breeding-cage temperature ( $T_N$ ) of a Jackdaw's breeding place. See also text.

lang während der Brutperiode im April/Mai 1974 kontinuierlich registriert. In Abb. 19 habe ich die Temperatur in der Nisthöhle sowie die der Außenluft in Weingarten (Daten des Wetteramtes Stuttgart, Meßstelle Weingarten).  $T_{\text{Amax}}$  und  $T_{\text{Amin}}$  kennzeichnen die täglichen maximalen und minimalen Außentemperaturen. Die Extremwerte betragen während der Jungenaufzucht  $-3$  und  $28^{\circ}\text{C}$ . Diese Temperaturspannen werden für die Jungvögel der Freibrüter fast unverändert zur Belastung. Anders sieht dies beim Höhlenbrüter Dohle aus (Temperaturen der Nisthöhle:  $T_{\text{N}}$ , Extremwerte  $1^{\circ}\text{C}$  und  $30^{\circ}\text{C}$ ). Die Temperaturschwankungen sind hier besonders im Bereich der niederen Temperaturen gegenüber den Außenluftwerten gedämpft. Genaue Untersuchungen über die Bedeutung unterschiedlicher Temperaturbelastungen sowie über die Entwicklung der Temperaturregulation waren erst an den im Labor aufgezogenen Jungvögeln möglich.

## 6.2 Kältebelastungsversuche in verschiedenen Altersstufen

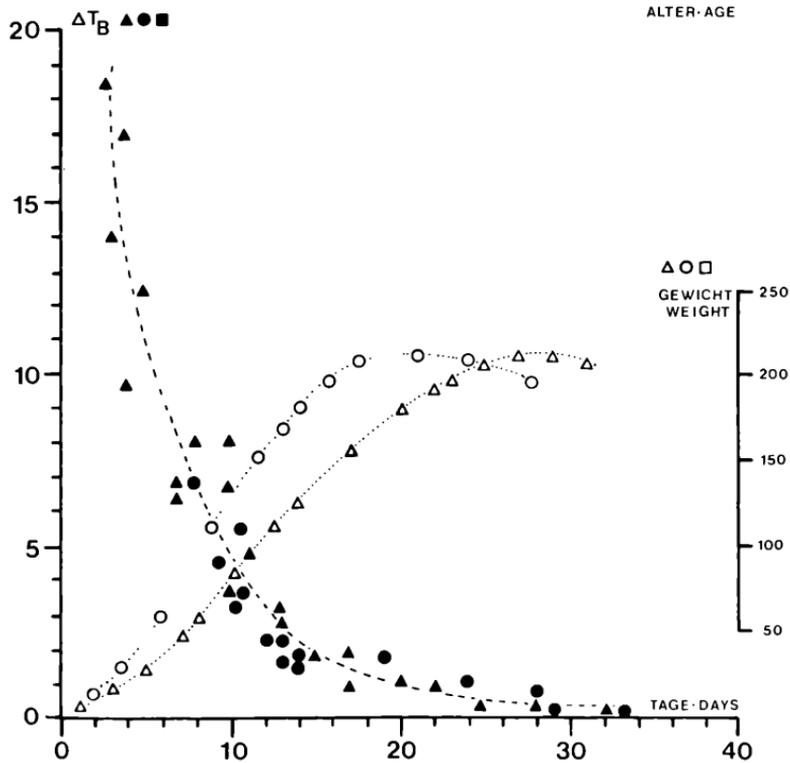
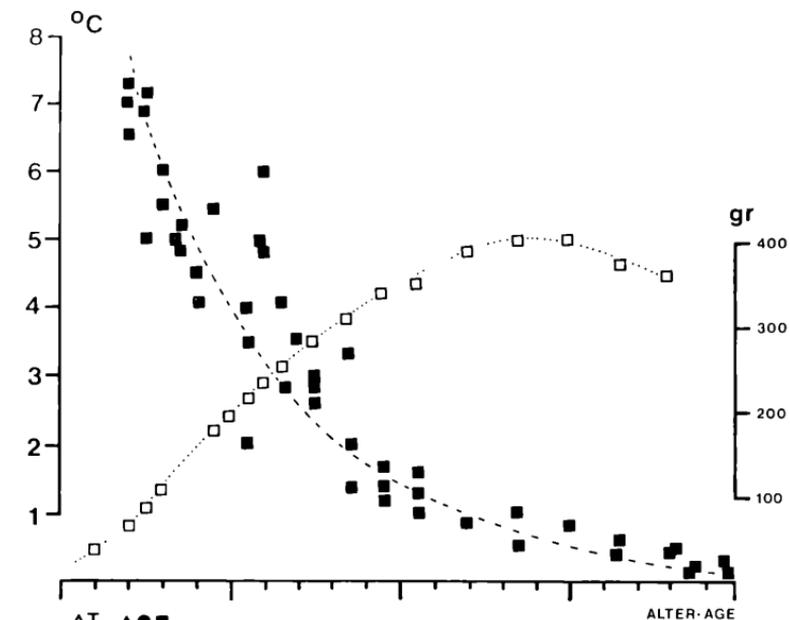
Um den Zeitpunkt zu ermitteln, an dem die jungen Rabenvögel in der Lage sind, ihre Körpertemperatur konstant auf einem hohen Niveau zu regulieren, habe ich zunächst Abkühlungsversuche mit 4 jungen Dohlen, 7 Elstern und 3 Rabenkrähen in verschiedenen Altersstufen durchgeführt: Die Versuchstiere wurden dazu 30 Min. lang ohne jeden äußeren Schutz in einem Temperaturschrank (Vötsch)  $15^{\circ}\text{C}$  UT ausgesetzt. Die Windgeschwindigkeit betrug  $0,5$  m/sec. Am Anfang und am Ende der Versuche ermittelte ich die Kloakaltemperatur.

Das Ergebnis der drei Versuchsreihen ist in Abb. 20 dargestellt: Dabei ist das Körpergewicht (entsprechend dem Alter) zu dem ermittelten Rückgang der KT in Beziehung gesetzt. Die 3 Arten waren kurz nach dem Schlüpfen unfähig, auch nur kurzfristig ihre Körperwärme zu erhalten. Ihre KT sank bis fast auf das Niveau der UT ab. Da die

Abb. 20:

Körpertemperatur-Absenkung unter Kältebelastung (30 Min.  $15^{\circ}\text{C}$  UT,  $0,5$  m/Sek. Wind) in Abhängigkeit von Lebensalter und Gewichtszunahme. Dohle *C. monedula* (●), Elster *Pica pica* (▲), Rabenkrähe *C. corone* (■). Vor Versuchsbeginn waren die Jungvögel in einem mit einem Tuch zugedeckten Naturnest untergebracht (UT =  $25^{\circ}\text{C}$ ). Ihre Körpertemperatur lag so bei Versuchsbeginn je nach Lebensalter zwischen  $38-41^{\circ}\text{C}$ . Die Versuche erfolgten mit Einzeltieren, die den Umgebungsbedingungen ohne Schutz ausgesetzt waren.

The decrease of body temperature after exposure to cold ( $+15^{\circ}\text{C}$  and  $0,5$  m/sec wind) in relation to age and body-weight. Jackdaw *Corvus monedula* (●), Magpie *Pica pica* (▲), Carrion Crow *Corvus c. corone* (■).



Jungen trotzdem normal heranwachsen, müssen alle drei Arten in den ersten Lebenstagen eine große Abkühlungstoleranz haben. Besonders eindrucksvoll zeigten dies die Versuche mit den jungen Elstern. Innerhalb von 30 Min. sank am 1. Lebenstag die KT von 37° C auf 17° C. In wenigen Tagen verminderte sich diese Temperaturspanne jedoch rasch. Sie betrug bei den Rabenkrähen am 10. Tag nur noch etwa die Hälfte und bei den Elstern etwa  $\frac{1}{3}$  der Anfangswerte.

Im Alter von 20—25 Tagen ist bei den drei Arten der Temperaturrückgang so gering (unter 1° C), daß eine Unterscheidung gegenüber der Reaktion von Altvögeln kaum noch möglich ist. Der Verlauf der Gewichtskurve zeigt, daß in diesem Zeitraum das maximale Körpergewicht erreicht wird. Auch die Gefiederentwicklung ist dann schon weit vorangeschritten.

Deutlichen Einfluß auf die Abkühlungsrate haben eine größere Anzahl von Jungen (größere Körpermaße!) und ein aus gut isolierendem Material bestehendes Nest. Dies verdeutlichten Versuche an drei 15tägigen Rabenkrähen, die zusammen bei 12° C UT in einem Naturnest gehalten wurden. Die Jungvögel zeigten unter diesen Verhältnissen keine Abkühlung mehr.

Die Huderaktivität der Altvögel läßt in diesem Alter auffallend nach. MELDE (1969) und WITTENBERG (1968) geben z. B. für die Rabenkrähe folgende Huderzeiten an: Am 1. Lebenstag verließ das ♀ die Jungen innerhalb von 5 Stunden 6mal für nur insgesamt 21 Min. und am 5. Tag 10mal für zusammen 79 Min. Ab dem 14. Lebenstag wurde normalerweise nicht mehr gehudert, ab dem 18. Lebenstag auch nachts nicht mehr.

### 6.3 Die Bedeutung des Huderns für die Körpertemperatur der Jungvögel

Welche wichtige Rolle das Hudern für den Wärmehaushalt der Nestlinge hat, geht aus Versuchen hervor, in denen diese Verhaltensweise der Altvögel durch einen Wärmeschrank simuliert wurde (Abb. 21).

Einer 3 Tage alten Elster wurde unter dem Flügel (nahe der großen Armarterie) ein Temperaturfühler (geeichter NTC-Widerstand) angebracht. Die Registrierung erfolgte kontinuierlich im 2-Sekunden-Abstand. Das Versuchstier befand sich in einem Heraeus-Brutschrank bei 38° C UT. Der Schrank mußte zur Fütterung der Jungen regelmäßig geöffnet werden, was jedesmal zu einem Rückgang der UT führte. Die kurze Abkühlungsperiode entspricht den Freilandbedingungen: Wenn der Altvogel zum Füttern der Jungen aufsteht, sind diese kurzfristig einer erheblich niedrigeren UT ausgesetzt. Sobald er sich wieder auf die Jungen setzt, wärmt er sie erneut auf.

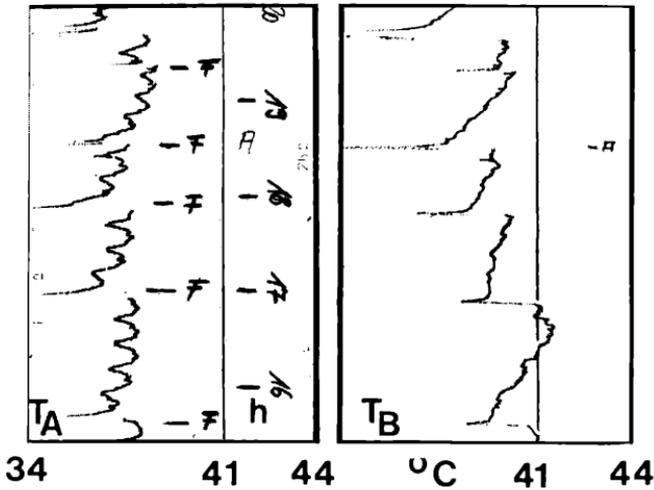


Abb. 21:

Gang der Körpertemperatur ( $T_B$ ) in Abhängigkeit von der Umgebungstemperatur ( $T_A$ ) bei einer 3tägigen Elster *Pica pica*. F markiert die Zeiten, zu denen gefüttert wurde, die Temperatur im Brutschrank fällt dann ab. Parallel dazu sinkt auch die Körpertemperatur des Versuchstieres. Steigt die Umgebungstemperatur wieder auf den eingestellten Wert von  $38^\circ\text{C}$  an, so folgt ihr auch die KT. Die beiden durchgezogenen, senkrechten Geraden markieren  $41^\circ\text{C}$ . Beide Abbildungsbreiten ( $T_A$ ,  $T_B$ ) umgrenzen jeweils  $34\text{--}44^\circ\text{C}$ .

Body temperature ( $T_B$ ) in relation to ambient temperature ( $T_A$ ) of a three day-old Magpie *Pica pica*, resting in a temperature box (ambient temperature  $38^\circ\text{C}$ ). F = feeding times, ambient temperature decreases then.

Auf die kurzfristigen Änderungen der UT reagierten die Jungen sofort mit einem Rückgang ihrer KT. Nach dem Ende der Fütterung wurde die Schranktüre geschlossen; die UT und die KT erreichten schon wenige Minuten später wieder das ursprüngliche Niveau, wobei die KT des Jungen dem Verlauf der UT folgte. Dies zeigt, daß die Jungvögel in dieser Altersstufe nahezu poikilotherm reagieren. Selbst UT um  $30^\circ\text{C}$  führen in diesem Alter noch zu einem erheblichen Rückgang der KT. Bei den jungen Elstern dauert es mindestens 6 Tage lang, ehe sich die KT auch bei dieser hohen UT stabilisiert. Dies geht auch aus einer Versuchsserie hervor, in der drei 1–10tägige Jungvögel bei  $30^\circ\text{C}$  bis zu 2 Stunden exponiert wurden (Tabelle 2).

Tab. 2: Absenkung der Körpertemperatur junger Elstern nach verschieden langer Exposition bei 30° C UT in Abhängigkeit vom Lebensalter. The decrease of body-temperature of young Magpies in relation to age and duration of temperature-exposition. Ambient temperature: 30° C.

Alter in Tagen	Versuchsdauer in Stunden	Körpertemperatur am Versuchsende in ° C		
1	0,5	31,6	31,7	31,6
3	1	34,6	35,2	34,4
5	1	39,5	40,0	39,6
7	2	40,6	40,8	40,8
10	2	hecheln		

Die Versuche zeigen, daß der hudernde Altvogel und die Jungen in den ersten Lebenstagen eine thermoregulatorische Einheit bilden, wobei der Altvogel den Jungen das für die Wachstumsvorgänge notwendige „subtropische“ Mikroklima verschafft, das nur kurzfristig während der Nahrungsaufnahme unterbrochen wird.

Eine Absenkung der KT führt allerdings in einem weitem Temperaturbereich noch zu keiner Kältestarre. Auch bei Körpertemperaturen zwischen 28—30° C betteln die Jungen noch normal, wenn auch etwas langsamer. Erst unter 25° C KT lassen die Reaktionen stark nach; unter 20° C bewegen sich die Jungvögel dagegen kaum noch.

#### 6.4 Die Entwicklung des diurnalen Temperaturzyklus

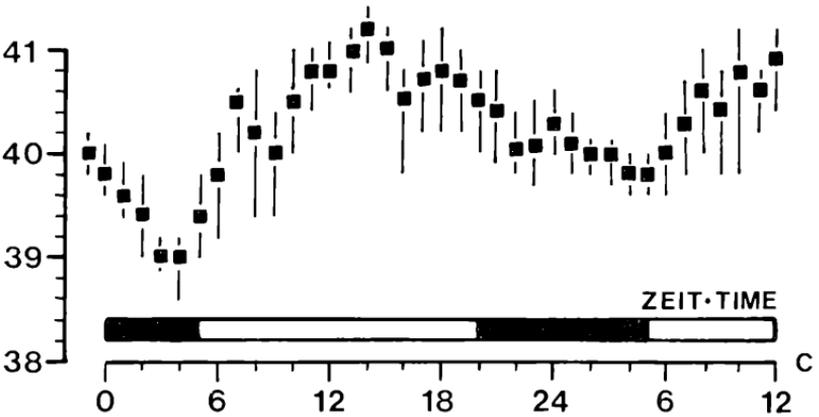
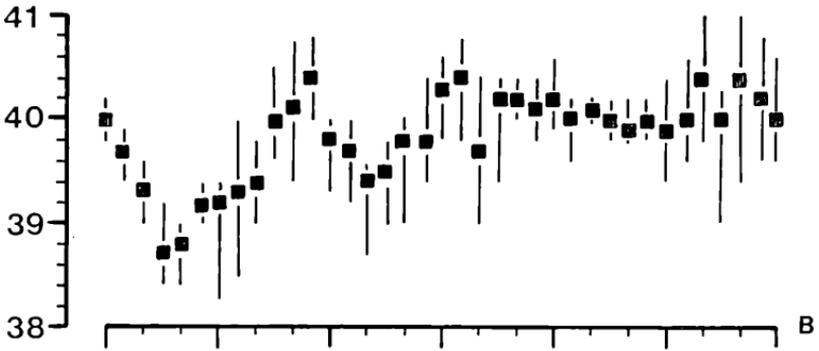
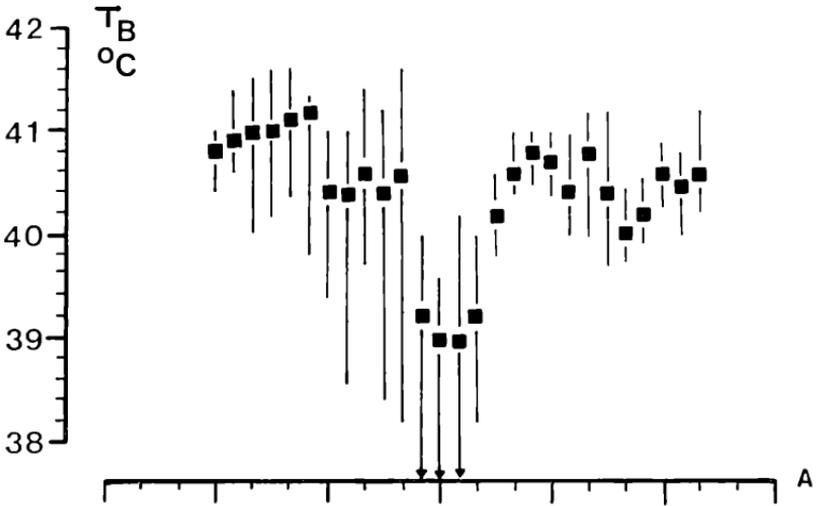
Der für die Altvögel kennzeichnende diurnale Temperaturzyklus (Abb. 4 und 23) entwickelt sich bei den Jungen erst im Verlaufe von etwa 20 Tagen. Dies konnte durch die folgenden Versuche an einer jungen Rabenkrähe ermittelt werden.

Einem Jungvogel wurde ein Temperaturfühler (geeichter NTC-Widerstand, Valvo,  $\phi$  ca. 1 mm) unter den Flügel direkt neben der großen Arterie angeklebt. Ein temperaturgeeichtes, schreibendes Vielfachmeßge-

Abb. 22:

Die Entwicklung des Tagesgangs der Körpertemperatur bei einer jungen Rabenkrähe *C. corone*. A: 3 Tage alt,  $T_A = 36^\circ \text{C}$ , B: 12 Tage alt,  $T_A = 20^\circ \text{C}$ , C: 20 Tage alt,  $T_A = 20^\circ \text{C}$ . Die senkrechten Striche markieren die Extremwerte. Quadrate sind die Mittelwerte der Körpertemperatur über 1 Stunde Meßdauer. In A sind bei den Extremwerten die Abkühlungseffekte der Fütterungsperioden (vgl. Abb. 21 und Text) berücksichtigt. In B und C wurden solche Effekte nicht mehr festgestellt. Den Licht-Dunkel-Wechsel gibt der schwarz-weiße Balken wieder.

The development of diurnal body-temperature cycle in the Carrion Crow *Corvus c. corone*. A: Three days old,  $T_A = 36^\circ \text{C}$ . B: 12 days old,  $T_A = 20^\circ \text{C}$ . C: 20 days old,  $T_A = 20^\circ \text{C}$ . The vertical lines indicate the maximum/minimum values of body-temperature. The alternation between light and dark is represented by the black and white strip.



rät (Metrawatt Multiskript 3 S) registrierte im 2-Sekunden-Abstand den Verlauf der Körpertemperatur auf  $\pm 0,2^\circ\text{C}$ . Je nach Alter war das Versuchstier in einem auf verschiedene Temperaturen eingestellten Heraeus-Brutschrank untergebracht.

Eine erst 3 Tage alte Rabenkrähe zeigt bei  $36^\circ\text{C}$  UT noch keinen tageszeitlichen Gang der KT (Abb. 22a). Die Extremwerte schwanken beträchtlich, was deutlich die mangelnde Regulationsfähigkeit der Jungen dieser Altersstufe erkennen läßt. Der 12tägige Jungvogel zeigt bei  $20^\circ\text{C}$  UT nur noch geringe Schwankungen bei den Extremwerten der KT. Andeutungsweise ist ein diurnaler Temperaturzyklus mit einem deutlichen Anstieg der KT in den Morgenstunden (Abb. 22b) zu erkennen. Im Alter von 20 Tagen ist der Tagesgang der KT gut ausgeprägt (Abb. 22c, UT =  $20^\circ\text{C}$ ). Der Tagesgang wird um so deutlicher, je mehr die Pausen zwischen zwei Fütterungen zum Putzen, Strecken, Flügelschlagen, also zu körperlicher Aktivität benützt werden. Der Tag ist in diesem Fall nicht mehr nur eine von Fressen unterbrochene Schlafperiode.

Tagsüber sind bei allen Altersgruppen die absoluten Schwankungen um den Mittelwert größer als während der Nacht. Im Laufe der Jugendentwicklung werden sie insgesamt geringer, was auf eine ständig verbesserte Regelung hinweist. In Abb. 4 und 23 sind die Verhält-

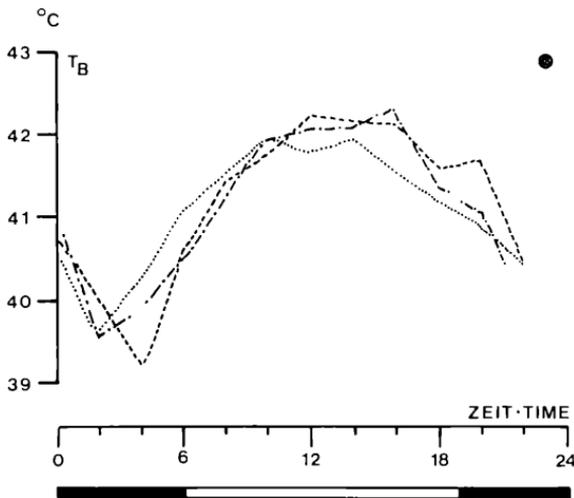


Abb. 23:

Tagesgang der Kloakaltemperatur bei 3 ruhig sitzenden Dohlen *C. monedula*. Den Licht-Dunkel-Wechsel gibt der schwarz-weiße Balken unter der Abb. wieder.

Diurnal rhythm of body-temperature in three resting Jackdaws *Corvus monedula*. The alternation between light and dark is given by the black and white strip.

nisse bei den Altvögeln zum Vergleich dargestellt: Alle drei Arten zeigen einen ausgeprägten Tagesrhythmus<sup>7)</sup>. Nachts sinken die Temperaturen auf 39—40° C, in der Aktivitätsperiode steigen sie wieder auf 42—43° C an. Anstieg und Abfall der KT eilen dabei der durch Beginn bzw. Ende der Lichtphase begrenzten Aktivitätsperiode voraus. Erhöhte Aktivität (z. B. Flug) und Hitzestress führen leicht zu einem Anstieg auf 43—44° C. Andererseits können die Nachtwerte bei Kältebelastung bis auf 36° C absinken.

### 6.5 Der Stoffwechsel während der postnatalen Entwicklung

Zum Verständnis der Entwicklung der Temperaturregulation bei den Homoiothermen ist die Kenntnis der Stoffwechselreaktion verschiedener Altersstufen unerlässlich. Aus diesem Grunde habe ich den O<sub>2</sub>-Verbrauch bei verschiedenen alten Jungvögeln der drei Arten, vor allem aber bei der Elster über je 2 Stunden während des Tages bestimmt. In der Regel wurden jeweils 3—4 Jungvögel der gleichen Altersstufe gemeinsam in einem in der Küvette untergebrachten Kunstnest gemessen. Bis zum Alter von 10 Tagen wählte ich dazu 30° C, anschließend 25° C UT. Die Ergebnisse dieser Versuche sind in Abb. 24 dargestellt.

Bis zum 9. Lebenstag steigt der durchschnittliche O<sub>2</sub>-Verbrauch der Elster von 1,0 auf 3,7 ml O<sub>2</sub>/g·h an (UT 30° C). Anschließend fällt er langsam wieder auf 1,9 ml O<sub>2</sub>/g·h ab. Dieser Wert für die flüggen Jungvögel liegt aber noch deutlich über dem Niveau der Altvögel (1,2 ml O<sub>2</sub>/g·h). In einer Reihe weiterer Versuche habe ich unter den gleichen Bedingungen die UT auf 36—38° C erhöht und stellte dabei fest, daß dann schon eintägige Junge eine Stoffwechselrate von 3 ml O<sub>2</sub>/g·h und mehr erreichten. Das hatte folgenden Grund: In den ersten Lebenstagen sinkt die KT der Jungvögel selbst bei 30° C UT im Verlaufe der 120 Min. Versuchsdauer und wirkt sich wie eine Kältebelastung aus. Parallel zur KT sinkt gleichzeitig auch der Stoffwechsel (Abb. 24 und Tab. 3)<sup>8)</sup>. Die tiefliegenden durchschnittlichen Stoff-

<sup>7)</sup> Für die Dohle vgl. auch SIMPSON & GALBRAITH (1905).

<sup>8)</sup> Der Stoffwechsel wird nicht nur bei Kältebelastung gesenkt. Auch hungernde Jungvögel zeigen geringere O<sub>2</sub>-Verbrauchswerte als satte. In Abb. 24 sind die Hungerwerte junger Elstern, die 2 Stunden kein Futter bekamen, als offene Dreiecke eingetragen. Sie liegen etwa 10 % unter den Werten, die unter sonst gleichen Bedingungen von satten Vögeln erhalten wurden.

Zwei in der Entwicklung stagnierende junge Elstern wiesen dagegen für ihr Alter abnorm hohe Werte auf. Ein 18tägiger, nur 53 g schwerer Jungvogel (Normalgewicht 150—160 g) hatte z. B. einen O<sub>2</sub>-Verbrauch von 3,5 bis 4,3 ml O<sub>2</sub>/g·h (Normalwert ca. 2,6 mal O<sub>2</sub>/g·h). Dieser Wert entspricht einer ca. 10 Tage alten, normal entwickelten Elster, die dieses Gewicht aufweist.

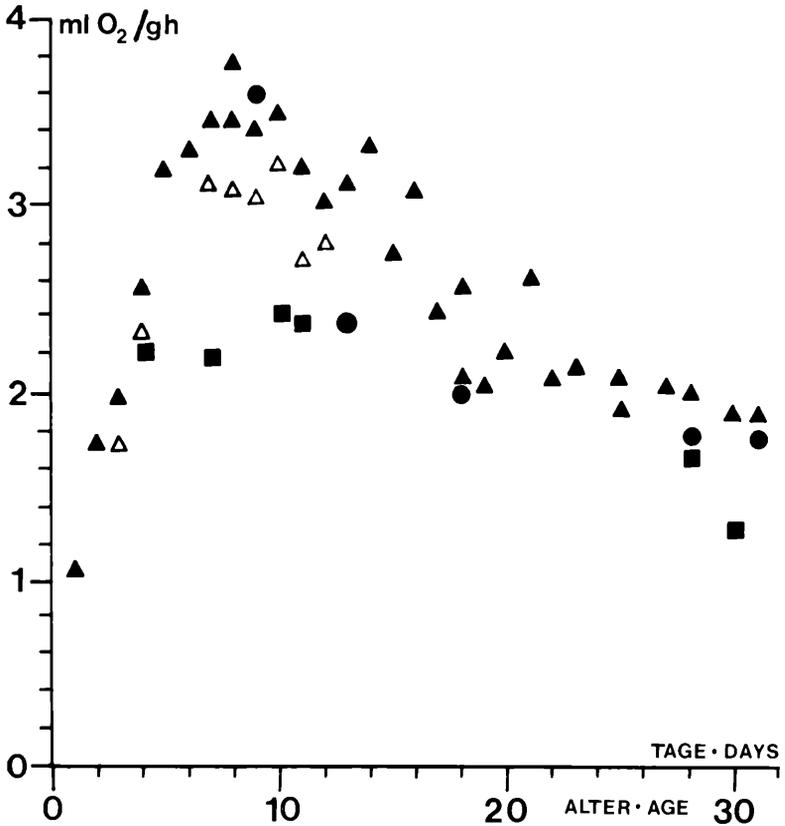


Abb. 24:

Der Sauerstoffverbrauch in Abhängigkeit vom Lebensalter. Gemessen wurde jeweils 2 Stunden tagsüber; im Alter bis 10 Tage UT = 30° C, danach bei 25° C UT. Dohle *C. monedula* (●, Durchschnittswerte von 3 Jungvögeln), Elster *Pica pica* (▲, 4 Jungvögel, △ = Jungvögel 2 Stunden ohne Futter), Rabenkrähe *C. corone* (■, 3 Jungvögel).

The relation of oxygen-consumption to age (given as days after hatching) at an ambient temperature of 30° C and 25° C (after an age of 10 days). Jackdaw *Corvus monedula* (●), Magpie *Pica pica* (▲, △ = nestling which has been without food for 2 hours), Carrion Crow *Corvus c. corone* (■).

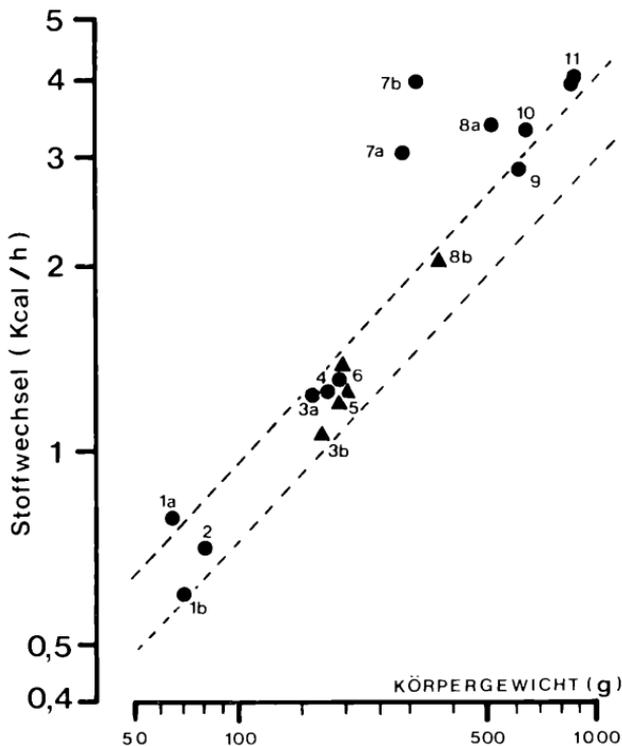


Abb. 25:

Der Ruheumsatz (Kcal/h) von verschiedenen Arten der Familie Corvidae als Funktion des Körpergewichtes (g). Gemessen wurde nachts in der thermisch neutralen Zone. (1) *Perisoreus canadensis*, (2) *Cyanocitta cristata*, (3) *Nucifraga caryocatactes*, (4) *Pyrrhocorax graculus*, (5) *Corvus monedula*, (6) *Pica pica*, (7) *Corvus caurinus*, (8) *Corvus c. corone*, (9) *Corvus corax ruficollis*, (10) *Corvus cryptoleucus*, (11) *Corvus corax*. Vgl. auch Tabelle 4. ▲ = eigene Untersuchungen. Die beiden gestrichelten Geraden umgrenzen den durch die Gleichung  $\log U = \log 83,2 + 0,613 \log G \pm 0,058$  mit U in Kcal/24 h und G (Körpergewicht) in kg (ASCHOFF & POHL 1970) definierten Wertebereich. Die Werte 7, *Corvus caurinus* (IRVING ET AL. 1955) wurden in der Aktivitätsphase der Vögel gemessen und liegen deshalb so hoch.

Resting metabolic rate (Kcal/h) of different species of the family Corvidae in relation to body weight (g). The dashed lines indicate the range, given by the equation of ASCHOFF & POHL, 1970 (see above). The measurements were made by night in the thermal neutral zone.

wechselraten (bei 30° C UT) in den ersten Lebenstagen sind somit der Ausdruck einer unterschiedlichen Auskühlung, die erst zwischen dem 6. bis 10. Lebenstag überwunden wird. Diese Zeitspanne entspricht also dem Zeitabschnitt, wo erste Anzeichen der Temperatur- und Stoffwechselregulation bei 30° C auftreten und wirksam werden können. In den ersten Lebenstagen (mindestens bis zum 6. Lebenstag) erfolgt keine durch Abkühlung bedingte Steigerung des Stoffwechsels. Die Jungen reagieren demnach poikilotherm. Um den 9. Lebenstag unterbleibt die Auskühlung unter den Versuchsbedingungen und der O<sub>2</sub>-Verbrauch sinkt fortan mit 0,07 ml O<sub>2</sub>/g h pro Tag ab, bis im Alter von 30 Tagen der Unterschied gegenüber den Altvögeln nur noch gering ist. In dieser Zeitspanne verschiebt sich sehr schnell auch die anfangs ungünstige Oberflächen-Volumen-Relation zugunsten des Volumens.

Die große Zahl der Versuche an den jungen Elstern wurde durch Vergleichsmessungen an jungen Dohlen und Rabenkrähen in verschiedenen Altersklassen ergänzt. Ihre Ergebnisse fügen sich gut in die gegebene Darstellung ein (Abb. 24). Unter Kältebelastung sinken auch bei diesen Arten die KT und der O<sub>2</sub>-Verbrauch in den ersten Lebenstagen deutlich. Um dieses Ergebnis noch weiter abzusichern, habe ich bei 4—6 Tage alten Rabenkrähen den O<sub>2</sub>-Verbrauch und den Rückgang der KT nach einer Abkühlungsperiode von 30 Min. bei 15° C UT gemessen.

Der Jungvogel wurde dazu aus seinem Nest genommen, seine KT ermittelt (UT 25° C) und anschließend der Sauerstoffverbrauch bei 25° C bestimmt. Die UT wurde dann innerhalb von 30 Min. um 10° C auf 15° C gesenkt und der Jungvogel 30 Min. unter dieser Kältebelastung belassen. Am Versuchsende wurde wiederum die KT bestimmt. Der Luftdurchsatz betrug bei diesen Versuchen 20 l/h. Die Ergebnisse sind in Tabelle 3 zusammengefaßt.

Tab. 3: Stoffwechsel- und Körpertemperatur-Absenkung bei einer jungen Rabenkrähe nach einer Senkung der UT von 25 auf 15° C (innerhalb von 30 Min.) und einer halbstündigen Kältebelastung von 15° C UT in Abhängigkeit vom Lebensalter.

The decrease of body-temperature and oxygen-consumption of a young Carrion Crow in relation to age. Ambient temperature was changed from 25 to 15° C (within 30 min). The nestling was then exposed to 15° C for 30 min.

Alter in Tagen	Stoffwechsel in ml O <sub>2</sub> /g h bei		Absenkung in %	KT in ° C bei		△ KT in ° C
	25° C	15° C		25° C	15° C	
4	2,17	1,65	24	37,0	30,0	7,0
5	2,67	2,14	20	37,5	30,7	6,8
6	4,01	3,61	10	39,8	33,8	6,0

Auch diese Versuche zeigen die mit fortschreitendem Alter verbesserte Stoffwechselleistung in Zusammenhang mit einer geringer werdenden Auskühlung der Jungvögel.<sup>9</sup> Wie bei der Elster zeigen sich auch bei der Rabenkrähe die ersten Anzeichen einer Temperatur- und Stoffwechselregulation — unter Temperaturbelastungen wie sie auch zur Brutzeit im Frühjahr auftreten — um den 8. bis 10. Lebens- tag.

Die Frage, wie weit sich der Stoffwechsel der Embryonen innerhalb der Eischalen in das Entwicklungsschema einfügen läßt, kann durch die vorläufigen Versuche noch nicht beantwortet werden. Es wurden 2 Versuche bei einem 4er-Gelege der Rabenkrähe durchgeführt. Bei einer UT von 38° C betrug der O<sub>2</sub>-Verbrauch nach 5 Bebrütungsstagen 0,05 ml O<sub>2</sub>/g·h. Zwei Wochen lang bebrütete Eier ergaben 0,3 ml O<sub>2</sub>/g·h. Wurde die UT auf 15° C gesenkt, konnte mit der vorhandenen Versuchseinrichtung kein O<sub>2</sub>-Verbrauch mehr nachgewiesen werden.<sup>10</sup>

## 7. Diskussion

Über den Erfolg oder Mißerfolg bei der Ausbreitung einer Vogelart entscheidet letztlich ein kompliziertes System von Verhaltensweisen und physiologischen Leistungen. Von ihnen hängt es ab, ob die Adaptation an die gegebenen Umweltbedingungen gelingt. Das Problem, das dabei zu lösen ist, lautet: Wie kann mit einem minimalen energetischen Kostenaufwand der homoiotherme Zustand unter allen Umständen erhalten werden. Keine Vogelfamilie eignet sich für eine Untersuchung dieser Frage besser als die nahezu weltweit verbreiteten Rabenvögel (Corvidae). Die bereits vorliegenden Untersuchungen zeigen, daß es kaum einen noch so extremen Lebensraum gibt, dem diese Vögel nicht gewachsen wären. In den arktischen Gebieten kön-

---

<sup>9</sup>) Innerhalb von 3 Tagen ist die KT-Absenkung zwar relativ nur um 1° C verringert worden. Bezogen auf den absoluten Wert, weist jedoch der 6tägige Jungvogel eine um 3,8° C höhere KT als ein 4tägiger auf.

<sup>10</sup>) AULIE & MOEHN (1975) und RAHN, PAGANELLI & AR (1974) erhielten bei anderen Arten ähnliche Ergebnisse, die ebenfalls mit zunehmendem Alter steigende Werte aufweisen. Der Stoffwechsel der Eier bedingt auch einen Substanzverlust: An je 2 Rabenkrähen- und Elsterngelege konnte ich dies beobachten. Ein 3 Tage lang bebrütetes 3er-Gelege der Rabenkrähe nahm innerhalb von 3 Tagen (6. Bebrütungstag) um 0,6 % pro Tag ab (durchschnittliches Eigewicht 17,94 bzw. 17,63 g), ein gleich lange bebrütetes 4er-Gelege um 0,3 % (20,27 bzw. 20,03 g). Zwei 5er-Gelege der Elster verloren jeweils ebenfalls 0,3 % Gewicht pro Tag: In einem Nest nahmen die Eier von 9,46 g innerhalb von 4 Tagen auf 9,34 g ab, im anderen Nest lagen die Werte innerhalb von 6 Tagen bei 8,38 bzw. 8,23 g. Der Gesamtverlust in der Bebrütungszeit dürfte etwa bei 10—15 % des Anfangsgewichtes liegen.

nen Temperaturgradienten zwischen Körperkern und Umgebung von nahezu 80° C auftreten; in den trockenheißen Wüsten steigt die Temperatur der Gefiederoberfläche von „schwarzen“ Raben auf mehr als 100° C. Ohne ein breit angelegtes System physiologischer Leistungen und spezifischer Verhaltensweisen wäre der „Erfolg“ der Corvidae undenkbar. Eine Antwort auf die Frage, welche Leistungen und welche Verhaltensweisen hierbei die entscheidende Rolle spielen, sollte die Untersuchung verschiedener, aber noch nicht an so extreme Bedingungen spezialisierter Rabenvögel der gemäßigten Klimazone erbringen. Der Vergleich der Stoffwechselleistungen und des gesamten thermoregulatorischen Verhaltens der adulten Vögel und die Ontogenese der Temperaturregulation standen dabei im Vordergrund.

7.1 Dohlen, Rabenkrähen und Elstern zeigen, solange sie keinem thermalen Streß unterworfen sind, einen ausgeprägten diurnalen Rhythmus der Körpertemperatur und des Stoffwechsels. Ihre Körpertemperatur schwankt dabei von 39—42° C. Dies entspricht dem für die Passeriformes ermittelten Bereich (DAWSON & HUDSON 1970). Da der Rhythmus auch erhalten bleibt, wenn äußere Zeitmarken fehlen (DD), muß ihm ein endogenes System zugrunde liegen, das durch den LD-Wechsel synchronisiert wird. Dem täglichen Verlauf der Körpertemperatur folgt nahezu identisch der Stoffwechsel; auch sein Rhythmus bleibt — in abgewandelter Form — ohne äußere Zeitmarken erhalten. Ein klarer Unterschied ergibt sich im Ruhestoffwechsel zwischen Tag und Nacht. Im Extremfall beträgt er bei Nacht bis zu 50 % weniger als am Tag. Dies entspricht auch den Untersuchungen von ASCHOFF & POHL (1970) und POHL (1969) an anderen Vogelarten (Zusammenfassung zahlreicher ähnlicher Stoffwechselreduktionen bei KING & FARNER, 1961). Ohne äußere starke Temperaturbelastungen liegen somit gegenüber anderen Vertretern der Passeriformes keine wesentlichen Unterschiede vor.

7.2 Die bei Dohle, Elster und Rabenkrähe ermittelten Grundumsatzwerte (Ruheumsatz bei Nacht) fügen sich sehr gut in den von ASCHOFF & POHL (1970) für alle Passeres ermittelten Bereich ein (Abb. 25)<sup>11</sup>. Sie entsprechen annähernd auch den von KENDEIGH (1972), sowie den von LASIEWSKI & DAWSON (1967) aufgestellten Beziehungen. In Tabelle 4 habe ich zum Vergleich alle verfügbaren Daten über Corviden zusammengestellt. Dabei zeigt sich, daß abgesehen von der Art *Corvus caurinus* (IRVING ET AL. 1955), deren Werte allerdings in der Aktivitätsperiode erhalten wurden, keine erheblichen Unterschiede im Grundumsatz vorliegen, die im Zusammenhang mit dem geographischen Verbreitungsgebiet und den dort herr-

<sup>11</sup>) Die Umsatzwerte von ruhig im Dunkeln sitzenden Passeres gehorchen in der Ruhephase der Gleichung  $\log U = \log 83,2 + 0,613 \log G \pm 0,058$ ; mit U in Kcal/24 h und G (Körpergewicht) in kg. U = Ruheumsatz.

Tab. 4: Ruheumsatzwerte in der thermisch neutralen Zone bei einigen Vertretern der Familie *Corvidae*. Umrechnungsfaktoren: 1 ml O<sub>2</sub> entspricht ca. 4,76 cal, 1 Kcal 210 ml O<sub>2</sub>.

Oxygen-consumption of some members of the family *Corvidae* resting in thermal neutrality.

Art	Ge- wicht (g)	Stoff- wechsel (ml O <sub>2</sub> / g · h)	methodische Bemerkungen	Autor
1. Meisenhäher <i>Perisoreus canadensis</i>	64,5	2,71	—	SCHOLANDER ET AL. (1950)
	71,2	1,76	—	VEGHTE (1964)
2. Blauhäher <i>Cyanocitta cristata</i>	80,8	1,91	—	MISCH (1960)
3. Tannenhäher <i>Nucifraga caryocatactes</i>	165	1,60	nachts, nüchtern	ASCHOFF & POHL (1970)
	172	1,30	nachts, satt, UT = 10° C, kälteakkl.	eig. Unters.
4. Alpendohle <i>Pyrrhocorax graculus</i>	177	1,53	w. o.	ASCHOFF & POHL (l. c.)
5. Dohle <i>Corvus monedula</i>	193	1,55 1,42	22° C konditionierte 5° C konditioniert	eig. Unters.
6. Elster <i>Pica pica</i>	193	1,46	w. o.	ASCHOFF & POHL (l. c.)
	208	1,35	kälteakklimatis.	eig. Unters.
7. <i>Corvus caurinus</i>	282	2,28	Sommer, tagsüber	IRVING ET AL. (1955)
	306	2,77	Winter, tagsüber	
8. Rabenkrähe <i>Corvus c. corone</i>	515	1,37	w. o.	ASCHOFF & POHL (l. c.)
	360	1,25	Jungv., warmkond.	eig. Unters.
9. Braunnackenrabe <i>Corvus corax ruficollis</i>	610	1,01	warmakkl., nücht.	MARDER (1973)
10. Weißnackenrabe <i>Corvus crypto- leucus</i>	640	1,08		LASIEWSKI & DAWSON (1967)
11. Kolkrabe <i>Corvus corax corax</i>	850	0,95	tagsüber, ruhig	KING & FARNER (1961)
	866	0,96		LASIEWSKI & DAWSON (l. c.)

schenden klimatischen Bedingungen stehen. Der von Nordeuropa bis Sibirien lebende Tannenhäher (*Nucifraga caryocatactes*) besitzt keinen entsprechend anderen Grundumsatz als der z. B. in der Wüste Negev verbreitete Braunnackenrabe (*Corvus corax ruficollis*). Beide sind völlig entgegengesetzten thermalen Belastungen ausgesetzt. Der Versuch einer Kälte-Konditionierung bei Dohlen brachte ebenfalls keine entscheidende Veränderung in der Höhe des Grundumsatzes. Die Ausnahme bleibt wieder der in den arktischen Gebieten lebende Rabe *Corvus caurinus*.

7.3 Unterhalb der kritischen Temperatur steigt die Wärmeproduktion mit fallender Umgebungstemperatur. Die unter Laborbedingungen ermittelten Werte betragen bei der Dohle 0,03, bei der Rabenkrähe 0,02 ml O<sub>2</sub>/g h pro °C. Die wenigen Messungen bei der Elster ergaben 0,05 ml O<sub>2</sub>/g·h pro °C. Die entsprechenden Temperaturkoeffizienten von 2 bzw. 1,6 und 3,7 ‰ zeigen die Steigerungsrate des Grundumsatzes. Besonders die Werte von Dohle und Rabenkrähe liegen deutlich unter den Vergleichsdaten anderer Vogelarten (Zusammenfassung bei KING & FARNER 1961). Sie liegen (mit Ausnahme der Elster auch unter den von LASEWSKI ET AL. 1967<sup>12</sup> angegebenen errechenbaren Werten, die für einen 200 g schweren Vogel wie die Dohle 0,06 ml O<sub>2</sub>/g·h pro °C (4 ‰) ergeben würde. Die ermittelten Werte weisen deutlich auf eine besonders gute Körperisolation der Rabenvögel hin!

7.4 Der Versuch einer Kälte-Konditionierung führte bei allen drei Arten nach einer deutlichen Gewichtszunahme nicht zu der zunächst erwarteten Erhöhung, sondern sogar zu einer Erniedrigung des Grundumsatzes. Die Dohle reagierte dabei ferner mit einer deutlichen Verschiebung der unteren kritischen Temperatur von 15 auf 11° C (bei kälteakklimatisierten *C. caurinus* liegt die untere kritische Temperatur sogar bei -10° C, (IRVING 1960). Der Temperaturkoeffizient, d. h. die Steigerung des Stoffwechsels unter Kältebelastung, blieb dabei unverändert. Diese Verhältnisse weisen zunächst auf eine Veränderung der gesamten thermischen Isolation der Tiere hin. Untersuchungen, inwieweit sich Sommer- und Wintergefieder bei den Rabenvögeln unterscheiden, liegen noch nicht vor. Vom Tannenhäher ist jedoch bekannt, daß er während der Wintermonate ein besonders dichtes, fast wolliges Federkleid trägt (H. LÖHRL, mdl. Mittlg.).

Deutlich erkennbar sind jedoch bei allen 3 Arten temperaturbezogene Gefiederstellungen. Bei Kälte wird zur besseren Isolation das Gefieder aufgeplustert; unter Wärmebelastung wird durch Freilegen von gefiederlosen Hautstellen ein maximaler Wärmedurchgang ermöglicht. Die Bedeutung des Gefieders für die Körperisolation zeigen

---

<sup>12)</sup> Nach diesen Autoren gehorcht die Wärmedurchgangszahl (C) folgender Gleichung:  $\log C = \log 0,848 - 0,508 \log G$ .

auch die Untersuchungen von VEGHTE & HERREID (1965). Unter arktischen Bedingungen kann die Oberflächentemperatur des Gefieders von *Corvus corax principalis* (850 g) und *Perisoreus canadensis pacificus* (70 g) bis  $-40,9^{\circ}\text{C}$  bei  $-41^{\circ}\text{C}$  UT bzw.  $-26,4^{\circ}\text{C}$  bei  $-37^{\circ}\text{C}$  UT absinken, während die Kloakaltemperatur  $40,8$  bzw.  $39,0^{\circ}\text{C}$  beträgt. MARDER (1973b) konnte beim Braunnackenraben bei intensiver Wärmeeinstrahlung auf der Oberfläche des Gefieders bis zu  $102^{\circ}\text{C}$ , auf und unter der Haut dagegen nur noch  $49,2^{\circ}$  ( $48,3$ — $51,6^{\circ}\text{C}$ ) bzw.  $46,2$  ( $45,3$ — $48,1$ ) $^{\circ}\text{C}$  messen. Der Temperaturgradient zwischen Gefiederoberfläche und der Haut beträgt dabei bis zu  $56^{\circ}\text{C}$ ; im Falle des arktischen *Corvus corax principalis* sogar  $80^{\circ}\text{C}$ . Andererseits ist vom Körper durch das Gefieder hindurch zur Außenluft ein guter Wärmedurchgang möglich. Allein die Wärmeabgabe durch das Rückengefieder kann beim Braunnackenraben bis zu 20 % des Grundumsatzes ausmachen (MARDER l. c.)!

7.5 Als besonders wirksam für die Wärmeabgabe vom Körper erwies sich bei den Rabenvögeln die Evaporation über den Atmungs-trakt. MARDER (1973a) konnte beim Braunnackenraben nach Erhöhung der UT von  $35$  auf  $50^{\circ}\text{C}$  eine 9fach erhöhte Verdunstungsmenge registrieren (im Extremfall  $13,2$  mg  $\text{H}_2\text{O}/\text{ml O}_2$ ). Schon bei  $40^{\circ}\text{C}$  UT vermag der Rabe damit 100 % der produzierten Stoffwechselwärme abzugeben. (Für die untersuchten Dohlen läßt sich aus Abb. 18 der entsprechende Temperaturbereich mit ca.  $42$ — $45^{\circ}\text{C}$  UT ablesen, ein Wert, der in etwa der Körpertemperatur entspricht.)

Alle 3 von mir untersuchten Arten reagieren auf starke Hitzebelastung mit besonderen Körperstellungen und durch gezieltes Wärmehecheln, das schon bei den eintägigen Jungvögeln auftritt. Das Hecheln beginnt, wenn die KT ca.  $43^{\circ}\text{C}$  erreicht. Diese Verhaltensweise dient einer gesteigerten Wasserabgabe. Bei der Dohle habe ich den evaporativen Wasserverlust näher untersucht. Zwischen  $0$  und  $35^{\circ}\text{C}$  UT zeigt er eine positive Korrelation zur Umgebungstemperatur und entspricht der von CRAWFORD & LASIEWSKI (1968) aufgestellten Gleichung<sup>13</sup>. Untersuchungen an der Eule *Speotyto cunicularia* (COULOMBE 1970) zeigten, daß der evaporative Wasserverlust unter extremen Hitzebedingungen ( $40$ — $45^{\circ}\text{C}$  UT) wieder abfällt, während der  $\text{O}_2$ -Verbrauch weiter ansteigt. Die Wirksamkeit der Verdunstungskühlung verringert sich also wieder. Bei der Dohle reichte eine UT von  $35^{\circ}\text{C}$  noch nicht, um einen ähnlichen Effekt zu bewirken. Da auch keine besonderen thermoregulatorischen Verhaltensweisen folg-

---

<sup>13</sup>) Im Bereich gemäßigter UT (um  $25^{\circ}\text{C}$ ) soll der Wasserverlust ruhender Vögel folgende Gleichung erfüllen:

$\log E = \log 0,432 + 0,585 \log G$ ; mit  $G$  (Körpergewicht) in g und  $E$  (evaporativer Wasserverlust) in ml  $\text{H}_2\text{O}/24$  h. Diese Gleichung ergäbe für die Dohle einen Wert von  $9,5$  ml  $\text{H}_2\text{O}/\text{Tag}$ ; tatsächlich beobachtet wurden  $12$  ml.

ten, kann diese hohe UT noch keine große Wärmelast für die Tiere sein. Frühere Untersuchungen am Fichtenkreuzschnabel *Loxia curvirostra* (PRINZINGER & HUND 1975), der unter ähnlichen klimatischen Bedingungen wie die Dohle lebt, führten dagegen bei 35° C UT schon zu gefährlicher Hyperthermie.

Im Gegensatz zum O<sub>2</sub>-Verbrauch läßt sich beim evaporativen Wasserverlust keine thermische Neutralzone feststellen. Die Wasserabgabe steigt und entspricht auch in diesem Bereich (15 bis 25° C) einer e-Funktion (COULOMBE l. c.). Dies ermöglicht in gewissem Umfang die Regelung des Wärmehaushaltes ohne Veränderung der Sauerstoffaufnahme: Von der unteren bis zur oberen kritischen Temperatur steigt die Wärmeabgabe durch evaporativen Wasserverlust um 12 % (von 6 % bei 15° C auf 18 % bei 25° C); diese Spanne steht somit zur Regelung zur Verfügung. Sie entspricht 0,5 bis 1,5 cal vom Grundumsatz, der 7,5 cal/g·h beträgt (Abb. 18).

Bei 35° C UT kann die Wärmeabgabe über 1/3 der tatsächlich produzierten Wärme ausmachen. Der evaporative Wasserverlust wird dabei durch das Hecheln besonders gesteigert. Im äußersten Fall wird die Wasserabgabe der verdunstenden Oberflächen so erhöht, daß der Speichel aus dem geöffneten Schnabel läuft. Im Gegensatz dazu ist die Wasserabgabe unterhalb der thermischen Neutralzone stark vermindert. Der Wärmeverlust wird dadurch auf weniger als 5 % gesenkt. In Tabelle 5 sind diese Werte zum Vergleich mit anderen Vogelarten dargestellt. Dabei wird deutlich, daß im Bereich tiefer Temperaturen die Wärmeabgabe gegenüber den anderen Arten besonders gering ist, ihnen bei 25—35° C UT aber durchaus entspricht. Die Vorteile in der Kälte liegen auf der Hand.

7.6 In der Ontogenese der Temperatur- und Stoffwechselregulation gibt es unter den Vögeln 2 Extreme: Die praecocialen Arten zeigen bereits kurz nach dem Schlüpfen thermoregulatorische Fähigkeiten und reagieren auf Kältebelastungen mit deutlicher Stoffwechselsteigerung (KHASKIN 1960, KOSKIMIES 1962, KOSKIMIES & LAHTI 1964, WEKSTEIN & ZOLMAN 1967, UNTERGASSER & HAYWARD 1972). Dazu gehören z. B. die Anseriformes, Lariiformes und die Galliformes. Bei altricialen Arten fehlt dagegen die reaktive Steigerung der Wärmebildung unter Kältebelastung in den ersten Lebenstagen völlig. Ihre KT folgt daher passiv der UT (BALDWIN & KENDEIGH 1932, DAWSON & EVANS 1957, 1960, HUND, PRINZINGER & MÖRIKE 1974, LEICHTENTRITT 1919). Dazu gehören auch die untersuchten Dohlen, Elstern und Rabenkrähen. Sie sind typische Nesthocker, beim Schlüpfen nackt und ohne wärmeschützendes Dunenkleid. Erst wenn sie das Nest verlassen, halten sie allen Kältebelastungen mit hoher KT stand. Unter Wärmebelastung zeigen sie jedoch schon am 1. Lebenstag deutliche Reaktionen: Alle drei Arten hecheln bereits am Schlüpftag, ebenso wie die Nestlinge einer Reihe anderer altricialer Arten

Tab. 5: Prozentueller Anteil der Wärmeabgabe durch evaporativen Wasserverlust an der Gesamtwärmeproduktion bei verschiedenen Umgebungstemperaturen ( $T_A$ ). Dargestellt sind einige Vogelarten, die ähnliche Werte wie die untersuchten Dohlen aufweisen. Weitere Daten siehe DAWSON & HUDSON (1970). Vergleiche auch Abb. 18.

Evaporative cooling in some birds. Percentage of heat production lost by evaporation at various ambient temperatures ( $T_A$ ). Several bird-species are represented, which show similar values to the Jackdaws investigated. For further data see DAWSON & HUDSON (1970), cf. also fig. 18.

Art und Gewicht	Verlust in % bei $T_A =$								Autor
	0° C	10° C	15° C	20° C	25° C	30° C	35° C	40° C	
Dohle <i>Corvus monedula</i> 193 g	2,5	5	6	12	18	26	33	—	eigene Untersuchung
Inka-Taube <i>Scardafella inca</i> 42 g	—	8	—	12	13	19	30	53	MCMILLEN & TROST (1967)
Rennkuckuck <i>Geococcyx californianus</i> 285 g	—	10	—	10	15	21	39	78	CALDER & SCHMIDT-NIELSEN (1967)
Falkennachtschwalbe <i>Chordeiles minor</i> 75 g	—	7	—	14	17	23	35	83	LASIEWSKI & DAWSON (1964)
Braunflügel-Mausvogel <i>Colius striatus</i> 44 g	—	8	—	13	18	23	35	99	BARTHOLEMW & TROST (1970)
Blutkardinal <i>Richmondia cardinalis</i> 40 g	—	—	—	9	12	17	22	—	DAWSON (1958)
Braunnackenrabe <i>Corvus corax ruficollis</i> 610 g	—	—	—	—	—	37	40	100	MARDER (1973 a)

(KENDEIGH 1939, RICKLEFS & HAINSWORTH 1968). Dies zeigt, daß physiologische Mechanismen zur Temperaturregulation schon vorhanden sind, die bei Kälte jedoch nicht in Erscheinung treten. Eine erstaunliche Toleranz gegenüber tiefen Körpertemperaturen liegt dagegen vor, eine Eigenschaft, die für die Art zum „Vorteil“ wird:

Die Jungvögel können relativ gering entwickelt aus dem Ei schlüpfen. Sie brauchen bei Kälte weder eine aufwendige Körperisolation durch Dunen, noch entwickelte Mechanismen der Wärmeproduktion, noch komplizierte Verhaltensweisen wie „Deckung aufsuchen oder Gefieder aufplustern“. Der hudernde Altvogel sorgt hier in jedem Fall für optimale Bedingungen im Nest. Er kann dafür kleine Eier — aber ein großes Gelege ablegen. Die Entwicklungszeit der Eier im Weibchen und die Bebrütungszeit werden kurz und so werden mehrere Jahresbruten möglich.

Die praecocialen „Nestflüchter“ haben dagegen schon am 1. Lebenstag ihren Wärmehaushalt gegenüber der Umgebung auszugleichen. Eine Unterkühlung ist für sie gefährlich. Die altricialen „Nesthocker“ Dohle, Elster und Rabenkrähe tolerieren nicht nur eine Unterkühlung, sie erniedrigen dabei auch ihren Stoffwechsel, sparen also Energie: Zwischen 15—25° C UT beträgt die Energie-Ersparnis dabei nach 30 Min. bereits 30 % der Gesamtwärmeproduktion. Schafft der hudernde Altvogel für die Jungen dagegen einen Temperaturbereich von 30—38° C, so steigt ihr Stoffwechsel gewaltig an (300 % über das Niveau der Altvögel). Der weitaus größte Teil der Nahrung geht nun in den Baustoffwechsel ein; das Wachstum der Jungen erfolgt sehr schnell. Erst durch das Hudern wird das für die schnellen Wachstumsvorgänge notwendige Klima geschaffen.

Der Altvogel wird somit zum entscheidenden Faktor in der Ontogenese der Temperaturregulation der Jungvögel. Beide bilden zusammen eine thermoregulatorische Einheit. Nicht der Nestling setzt Energie ein zur Erhaltung der hohen Körpertemperatur, sondern der Altvogel. Erst nach und nach wird die enge Bindung zum hudernden Altvogel und damit auch die thermoregulatorische Einheit gelockert. Bis zu diesem Zeitpunkt zeigen die Jungen ein hochentwickeltes adaptives Verhalten an die gegebenen Nestbedingungen.

Unter diesem Gesichtspunkt ist der altricialer Zustand kein „Primitiv-Merkmal“. Die Nesthocker zeigen gegenüber den praecocialen Vögeln einen ganz anderen, aber ebenso erfolgreichen Weg zur Homoiothermie. Vielleicht ist gerade diese Art der Entwicklung eine der Ursachen am „Erfolg“ der Passeriformes. Die zu den größten Vertretern der Sperlingsvögel zählenden Rabenvögel haben dazu ein Gefieder entwickelt, das sich in hervorragender Weise zur thermischen Isolation des Körpers sowohl gegen Hitze und auch Kälte eignet. In Verbindung damit stehen die verschiedenen thermoregulatorischen Verhaltensweisen. Beide müssen die Ursache für die erfolgreiche Adaptation der Familie Corvidae an die extremen Umweltbedingungen sein.

## Zusammenfassung

1. Rabenkrähe, Dohle und Elster zeigen einen endogenen diurnalen Rhythmus von Körpertemperatur und Sauerstoffverbrauch. Beide Größen korrelieren miteinander. Der Stoffwechsel liegt in der Ruhephase 30—50 % unter dem Tageswert. Der Ruheumsatz beträgt bei der Rabenkrähe 1,3 bei der Dohle 1,6 und bei der Elster 1,4 ml O<sub>2</sub>/g · h. Die Körpertemperatur aller drei Arten schwankt zwischen 39° C nachts und 42° C in der Aktivitätsphase. Maximalwerte sind bis zu 43—44° C unter Hitzebelastung und Minimalwerte bis zu 36° C in kalten Winter Nächten.
2. Kälte-Konditionierung führt bei allen untersuchten Arten zu einem deutlichen Gewichtszuwachs (v. a. Depotfett). Der Sauerstoffverbrauch dagegen bleibt praktisch unverändert. Die nur 8%ige Abnahme hat ihre Ursache in dem nur wenig stoffwechselaktiven Depotfett. Die untere kritische Temperatur fällt bei kältekonditionierten Dohlen von 15 auf 11° C. Dies deutet auf Kälteanpassung durch verbesserte Isolation hin.
3. Die niedrigen Wärmedurchgangszahlen (thermal conductance) unterstützen diese Vermutung. Sie betragen bei der Rabenkrähe 0,02 bei der Dohle 0,03 und bei einer kaltakklimatisierten Elster 0,05 ml O<sub>2</sub>/g · h pro ° C. Kälte-Konditionierung führte bei den Dohlen zu keiner Veränderung.
4. Unter Temperaturbelastung zeigen alle drei Arten ausgeprägtes thermoregulatorisches Verhalten. Bereits eintägige Jungvögel hecheln. Bei den Altvögeln liegt die Frequenz zwischen 80—150/Min. Über den evaporativen Wasserverlust wird bei 42—45° C UT 100 % der produzierten Stoffwechselwärme abgegeben, bei 0° C UT dagegen nur 2 %.
5. Sonnenbaden wird unabhängig von der herrschenden UT und KT nach plötzlicher Erhöhung der Lichtintensität ausgelöst. Auch diese Verhaltensweise tritt schon bei den Jungvögeln auf.
6. Die Jungvögel sind bis zum Alter von 20—25 Tagen außerstande, ihre KT selbst unter mäßiger Kältebelastung (15° C UT; 0,5 m/Sek. Wind) konstant zu halten. In dieser Zeit bilden Alt- und Jungvögel eine thermoregulatorische Einheit. Der hudernde Altvogel garantiert dabei den Nestlingen das für die Entwicklung günstige „subtropische“ Mikroklima; dies führt zu besonders raschem Wachstum.
7. Der diurnale Rhythmus der Körpertemperatur zeigt sich andeutungsweise schon bei 10—12tägigen Jungvögeln. Voll ausgeprägt ist er erst um den 20. Lebenstag.
8. Der Sauerstoffverbrauch der jungen Rabenvögel liegt mit 3—4 ml O<sub>2</sub>/g · h in den ersten Lebenstagen um ca. 300 % über dem Niveau der Altvögel. Im Laufe der Jugendentwicklung sinkt er langsam ab; er erreicht aber auch beim flüggen Jungvogel noch nicht die Werte der Altvögel. Kältebelastung und Hunger führen zu einer deutlichen Absenkung des O<sub>2</sub>-Verbrauches.
9. Messungen an Eiern der Rabenkrähe zeigen eine Zunahme des O<sub>2</sub>-Verbrauches mit der Bebrütungsdauer. Sie nehmen im Verlauf der Bebrütung um ca. 10—15 % vom Anfangsgewicht ab.
10. Ein Vergleich der bisher untersuchten Vertreter der Familie Corvidae zeigt, daß extreme Umweltbedingungen keinen erheblichen Einfluß auf den Grundumsatz dieser Vogelgruppe haben. Die Adaptation an extre-

me Biotope gelingt letztlich über ein kompliziertes System von thermo-regulatorischen Verhaltensweisen und durch eine Körperisolation, die sowohl extremer Hitze- als auch Kältebelastung außergewöhnlich gut angepaßt ist.

11. Es wird gezeigt, daß der altricial Zustand ein erfolgreicher Weg zur Entwicklung der Homiothermie ist, der wesentlichen Anteil am „Erfolg“ der Passeriformes hat.

### Summary

Temperature- and Metabolism-Regulation of the Jackdaw *Corvus monedula*, L., the Carrion Crow *Corvus corone corone*, L. and the Magpie *Pica pica*, L.; Corvidae.

1. The Carrion Crow, the Jackdaw and the Magpie show an endogenous diurnal rhythm of body-temperature and oxygen consumption. Both values correlate with one another. At night (in a state of rest) the metabolism is 30—50 % below that of the daytime. The metabolism at rest (15—20° C ambient temperature, measured at night) of the Carrion Crow amounts to 1,3, that of the Jackdaw to 1,6 and that of the Magpie to 1,4 ml O<sub>2</sub>/g·h. The body-temperature of all three species ranges between 39° C at night and 42° C in the daytime (periods of activity). Maximum values range from up to 43—44° C in heat stress and 36° C in cold winter nights.
2. Conditioning to cold (+ 5° C) leads to an evident increase in body-weight (mainly depot-fat) in all of the species investigated. The oxygen-consumption, however, remains practically unchanged. The decrease of only 8 % is caused by the fat-deposit which has only a low metabolic activity. However, the lower critical temperature of the Jackdaw conditioned to cold falls from 15° C to 11° C. This is a sign that adaption to cold is attained by improved insulation (plumage, fat, etc.).
3. This supposition is supported by the low values of thermal conductance. They amount to 0,02 in the Carrion-Crow, in the Jackdaw 0,03 and in the Magpie acclimatized to cold 0,05 ml O<sub>2</sub>/g·h per degree C. Conditioning to cold made no difference in the case of the Jackdaw.
4. At extreme temperatures all three species show pronounced thermo-regulatory behaviour. Even day-old nestlings pant. Among the adult birds the frequency of panting varies between 80—150/Min. This behaviour serves mainly to increase water-loss by evaporation. At an ambient temperature of 42—45° C 100% of the metabolic heat produced is lost by evaporative cooling; at 0° C on the other hand only 2 %. When it is cold the heat loss is thus kept low.
5. Sunbathing is induced independent of the existing ambient and body temperatures after a sudden increase of light-intensity. This behaviour is also shown even in the nestlings.
6. The nestlings are, up to the age of 20—25 days, incapable of maintaining a constant body-temperature even when exposed to only moderate cold-stress (15° C ambient temperature; 0,5 m/sek. wind.). During this time

- the adult bird and the nestlings form a thermoregulatory unit. The parent giving warmth thus guarantees a „sub-tropical“ micro-climate which is favourable for development; this leads to particularly rapid growth.
7. The diurnal rhythm of body-temperature is already shown faintly in 10-12 day-old nestlings (ambient temperature 20° C). It is not fully developed until the bird is about 20 days old.
  8. The oxygen-consumption of the young ravens of 3-4 ml O<sub>2</sub>/g·h during the first few days after hatching lies about 300 % above the level of the adult birds. In the course of the nestling's development oxygen-consumption decreases slowly (0,07 ml O<sub>2</sub>/g·h per day); even the fledgling's oxygen-consumption values are still higher than those of the adult birds. Cold-stress and hunger lead to a distinct reduction of the O<sub>2</sub>-consumption.
  9. Measurements of Carrion Crow eggs show an increased oxygen-consumption in the course of hatching. During hatching they lose about 10-15 % of their original weight.
  10. A comparison of the members of the Corvidae family so far investigated shows that extreme environmental conditions have no significant influence on the basic metabolic rate of this group of birds. Adaption to extreme biotopes is finally achieved by a complicated system of thermoregulatory behaviour and by a body-insulation that is just as exceptionally well-adapted to extreme heat as to extreme cold.
  11. It has been shown that the altricial state of young birds is a successful method towards the development of homeothermy which participates in the „success“ of the Passeriformes.

### Literatur

- ASCHOFF, J., & H. POHL (1970): Der Ruheumsatz von Vögeln als Funktion der Tageszeit und der Körpergröße. *J. Orn.* 111: 38—47.
- AULIE, A., & P. MOEN (1975): Metabolic thermoregulation responses in eggs and chicks of Willow Ptarmigan. *Comp. Biochem. Physiol.* 51 A: 605—609.
- BALDWIN, S. P., & S. C. KENDEIGH (1932): Physiology of the temperature of birds. *Sci. Publ. Cleveland Mus. Nat. Hist.* 3: 1—196.
- BARTHOLOMEW, G. A., & C. H. TROST (1967): Temperature regulation in the Speckled Mouse-bird, *Colius striatus*. *Condor* 72: 141—146.
- BÖNI, A. (1942): Ueber die Entwicklung der Temperaturregulation bei verschiedenen Nesthockern (Wellensittich, Neuntöter und Wendehals). *Schweiz. Archiv. Orn.* 2, Heft 1.
- CALDER, W. A., & K. SCHMIDT-NIELSEN (1967): Temperature regulation and evaporation in the pigeon and roadrunner. *Am. J. Physiol.* 213: 883—889.
- CRAWFORD, E. C., & R. C. LASIEWSKI (1968): Oxygen consumption and respiratory evaporation of the Emu and Rhea. *Condor* 70: 333—339.
- COULOMBE, H. N. (1970): Physiological and physical aspects of temperature regulation in the Burrowing Owl *Speotyto cunicularia*. *Comp. Biochem. Physiol.* 35: 307—337.

- DAWSON, W. R. (1958): Relation of oxygen consumption and evaporative water loss to temperature in the Cardinal. *Physiol. Zoöl.* 31: 37—48.
- — & F. C. EVANS (1957): Relation of growth and development to temperature regulation in nestling Field and Chipping Sparrows. *Physiol. Zoöl.* 30: 315—327.
- — (1960): Relation of growth and development to temperature regulation in nestling Vesper Sparrow. *Condor* 62: 329—340.
- — & J. W. HUDSON (1970): Birds. In G. C. WHITROW (ed.): *Comparative Physiology of Thermoregulation*. Vol. 1: 223—310. Academic Press, New York.
- HART, J. S. (1957): Climatic and temperature induced changes in the energetics of homeotherms. *Rev. can. biol.* 16: 133—174.
- HUND, K., R. PRINZINGER & R. MÖRIKE (1974): Tiefe Hypothermie bei jungen Zwerggrohrdommeln (*Ixobrychus minutus*). *J. Orn.* 115: 371—372.
- IRVING, L. (1960): Arctic metabolic economy of warm-blooded animals. *U. S. Nat. Mus. Bull.* 217: 331—351.
- — H. KROG & M. MONSON (1955): The metabolism of some Alaskan animals in winter and summer. *Physiol. Zoöl.* 28: 173—185.
- KENDEIGH, S. C. (1939): The relation of metabolism to the development of temperature regulation in birds. *J. Ex. Zool.* 82: 419—438.
- — (1972): Energy control of size limits in birds. *Am. Naturalist* 106: 79—88.
- KENNEDY, R. J. (1968): The role of sunbathing in birds. *Brit. Birds* 61: 320—322.
- — (1969): Sunbathing behavior of birds. *Brit. Birds* 62: 249—258.
- KELSO, L. (1931): Some notes on young desert horned larks. *Condor* 33: 60—65.
- KING, J. R., & D. S. FARNER (1961): Energy metabolism, thermoregulation and body temperature. In A. J. MARSHALL (ed.): *Biology and comparative physiology of birds*. Vol. 2: 215—288. Academic Press, New York.
- KOSKIMIES, J. (1962): Ontogeny of thermoregulation and energy metabolism in some gallinaceous birds. 5th Congr. Int. Union Game Biol. Bologna: 149—160.
- — & L. LAHTI (1964): Cold-hardiness of the newly hatched young in relation to ecology and distribution in ten species of european ducks. *Auk* 81: 281—307.
- LASIEWSKI, R. C., & W. R. DAWSON (1964): Physiological responses to temperature in the Common Nighthawk. *Condor* 66: 477—490.
- — (1967): A re-examination of the relation between standard metabolic rate and body weight in birds. *Condor* 69: 13—23.
- — W. W. WEATHERS & M. H. BERNSTEIN (1967): Physiological responses of the Giant Hummingbird, *Patagona gigas*. *Biochem. Physiol.* 23: 797—813.
- LEICHTENTRITT, B. (1919): Die Wärmeregulation neugeborener Säugetiere und Vögel. *Z. Biol.* 69: 545—563.
- MARDER, J. (1973a): 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.* 45 A: 421—430.

- — (1973 b): Body temperature regulation in the Brown-necked Raven (*Corvus corax ruficollis*) — II. Thermal changes in the plumage of ravens exposed to solar radiation. *Comp. Biochem. Physiol.* 45 A: 431—440.
- MELDE, M. (1969): Raben- und Nebelkrähe. Brehm-Bücherei Nr. 414. Wittenberg.
- McMILLAN, R. E., & C. H. TROST (1967): Thermoregulation and water loss in the Inca Dove. *Comp. Biochem. Physiol.* 20: 263—273.
- MISCH, M. S. (1960): Heat regulation in the Northern Blue Jay, *Cyanocitta cristata bromia* Oberholser. *Physiol. Zoöl.* 33: 252—259.
- NICOLAI, J. (1962): Über Regen-, Sonnen- und Staubbaden bei Tauben (*Columbidae*). *J. Orn.* 103: 125—139.
- PRINZINGER, R., & K. HUND (1975): Untersuchungen über Körpertemperatur und Stoffwechsel beim Fichtenkreuzschnabel *Loxia c. curvirostra*. *Anz. orn. Ges. Bayern* 14: 70—78.
- POHL, H. (1969): Some factors influencing the metabolic response to cold in birds. *Fed. Proc.* 28: 1059—1064.
- RAHN, H., C. V. PAGANELLI & A. AR (1974): The avian egg: Air-cell gas tension, metabolism and incubation time. *Resp. Physiol.* 22: 297—309.
- RAUTENBERG, W. (1969): Untersuchungen zur Temperaturregulation wärme- und kälteakklimatisierter Tauben. *Z. vergl. Physiol.* 62: 221—234.
- RICKLEFS, R. E., & F. R. HAINSWORTH (1968): Temperature regulation in nestling Cactus Wrens: The development of homeothermy. *Condor* 70: 121—127.
- SIMMONS, K. E. L. (1964): Feather maintenance. In A. L. THOMSON (ed.): *A new dictionary of birds*. London.
- SIMPSON, S., & J. J. GALBRAITH (1905): An investigation into the diurnal variation of the body temperature of nocturnal and other birds and a few mammals. *J. Physiol. (Lond.)* 33: 225—238.
- UNTERGASSER, G., & J. S. HAYWARD (1972): Development of thermoregulation in ducklings. *Can. J. Zool.* 50: 1234—1250.
- VEGHTE, J. H. (1964): Thermal and metabolic responses of the Gray Jay to cold stress. *Physiol. Zoöl.* 37: 316—328.
- — & C. F. HERREID (1965): Radiometric determination of feather insulation and metabolism of arctic birds. *Physiol. Zoöl.* 38: 267—275.
- WEST, G. C. (1972): Seasonal differences in resting metabolic rate of Alaskan Ptarmigan. *Comp. Biochem. Physiol.* 42 A: 867—876.
- WEKSTEIN, D. R., & J. F. ZOLMAN (1967): Homeothermic Development of the young Chick. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.* 125: 294—297.
- WEIGOLD, H. (1973): Jugendentwicklung der Temperaturregulation bei der Mausohrfledermaus, *Myotis myotis* (Borkhausen, 1797). *J. comp. Physiol.* 85: 169—212.
- WITTENBERG, J. (1968): Freilanduntersuchungen zu Brutbiologie und Verhalten der Rabenkrähe (*Corvus c. corone*). *Zool. Jb. Syst.* 95: 16—146.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Roland P r i n z i n g e r, Institut für Biologie III,  
Lehrstuhl Zoophysiologie,  
Auf der Morgenstelle 23, D-7400 Tübingen 1.

(Eingegangen am 8. 10. 1975)

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Ornithologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1976

Band/Volume: [15\\_1](#)

Autor(en)/Author(s): Prinzing Roland

Artikel/Article: [Temperatur- und Stoffwechselregulation der Dohle \*Corvus monedula\* L., Rabenkrähe \*Corvus corone corone\* L. und Elster \*Pica pica\* L.: \*Corvidae\* 1-47](#)