

Die Embryogenese des Gasstoffwechsels bei Vögeln – ein analytisch-synthetischer Vergleich verschiedener Entwicklungstypen

Volker Dietz

The embryogeny of gas metabolism in birds – an analytic-synthetic comparison of different modes of development. In 71 bird species (own measurements 34 species; data from literature 37 species) could be proved, that both modes of development (altricial, precocial) show an identical course of metabolism. Both modes show a plateau phase independent of egg mass and breeding time. The comparison of the metabolic curve and the calculated exponential regression shows clearly, that the exponential increase is only interrupted during the plateau phase and then increases with the same algorithm. The exponential growth curve is only shifted backwards of the length of the plateau phase. However the course of metabolism during the plateau phase can have a different shape, the course can decrease or increase. Concerning the level and length of the plateau phase, there are clear differences between the modes of development. In altricial species, the energy consumption during the plateau phase is 30 % lower and the plateau phase is shorter by trend. The whole energy costs of embryogeny amount to $2,227 \pm 0,757 \text{ kJ}\cdot\text{g}^{-1}$ ($n = 55$) and show only slight differences within the bird orders (independent of mode of development, egg mass and breeding time). The reason of a lower energy consumption in altricial species is the shorter breeding time in which all phases of embryogeny proceed compressed.

Keywords: embryonic metabolism, plateau phase, energy consumption, altricial, precocial

Anschrift des Verfassers: Dr. Volker Dietz, Bahnstraße 4, 65817 Eppstein, Dietzv@web.de

1. Einleitung

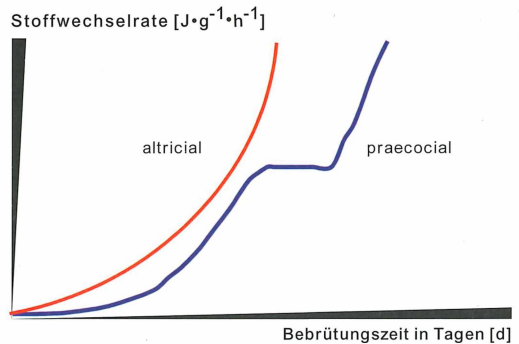
Die Embryogenese bei Vögeln ist in vielerlei Hinsicht für stoffwechselphysiologische Untersuchungen interessant. Sie stellt einen klar definierten Lebensabschnitt dar, der einen Vergleich vieler verschiedener Vogelarten mit unterschiedlichem Entwicklungsmodus ermöglicht. Altricial Arten (Nesthocker) schlüpfen mit nur teilweise entwickelten motorischen und sensorischen Fähigkeiten. Durch ihre physiologische Unreife sind sie in ihrer Ernährung vollständig auf die Eltern angewiesen. Praecociale Arten (Nestflüchter) dagegen schlüpfen mit ausgebildetem Dunenkleid und werden nur zur Unterstützung ihrer Thermoregulation gehudert. Sie haben bereits leistungsfähige Sinnesorgane und sind deshalb in der Lage, selbständig Nahrung zu suchen und aufzunehmen. Das geht soweit, daß z.B. die Schlüpflinge der Großfußhühner (Megapodiidae) keinen Kontakt zu den Elterntieren aufnehmen und vom Schlupf an völlig selbständig sind (SEYMOUR 1992).

Zwischen diesen beiden Ecktypen gibt es zahlreiche Übergangsformen, wie z.B. semialtricial und semipraecociale Arten (RICKLEFS 1974). Jungvögel der Platzhocker z.B. verlassen zwar das Nest, kehren bei Gefahr und zur Fütterung aber zum Nest zurück.

Auch die Eizusammensetzung ist unterschiedlich. So ist die Energiedichte der Eier praecociale Vogelarten höher (CAREY et al. 1980), und sie sind im Verhältnis zur Masse des Altvogels in der Regel schwerer als die Eier altricialer Arten (O'CONNOR 1984). Betrachtet man den Energieumsatz eines Embryos, so folgt er mit zunehmendem Alter im wesentlichen einer exponentiellen Wachstumskurve (Abb. 1).

Abb. 1. Embryonalstoffwechselrate bei altricialen und praecocialen Vogelarten (vereinfacht dargestellt) nach bisheriger Vorstellung (VLECK & VLECK 1987).

Fig. 1. Previous results (VLECK & VLECK 1987) of embryonic metabolic rate of altricial and precocial bird species (in simplified terms).



Allerdings zeigt der interspezifische Vergleich des embryonalen Energieumsatzes nach Meinung einiger Autoren (VLECK & VLECK 1987) einige charakteristische Unterschiede zwischen altricialen und praecocialen Vogelarten (Abb. 1). Diese Unterschiede bestehen nach ihrer Meinung sowohl im Verlauf, als auch in der Höhe des massenspezifischen

Energieumsatzes. Nach VLECK et al. (1980a) sind die Gesamtenergiekosten bei altricialen Arten geringer als bei praecocialen Arten. Der Gasstoffwechsel zeigt bei der Entwicklung eines Nesthockers einen kontinuierlichen exponentiellen Anstieg, bei Nestflüchern zeigt sich dagegen nach etwa 80 % der Bebrütungszeit eine deutliche Plateauphase (vgl. Abb. 1, blaue Kurve). Die tägliche Zunahme des Energieumsatzes stagniert und bleibt für gewisse Zeit auf konstantem Niveau und steigt danach wieder an. RAHN et al. (1974) vermuten an diesem Punkt u.a. die Umstellung der Sauerstoffversorgung von der Chorioallantois auf die Lunge, also den Zeitpunkt des „Internal Pipping“, wenn der Vogel mit dem Schnabel in die Luftkammer stößt.

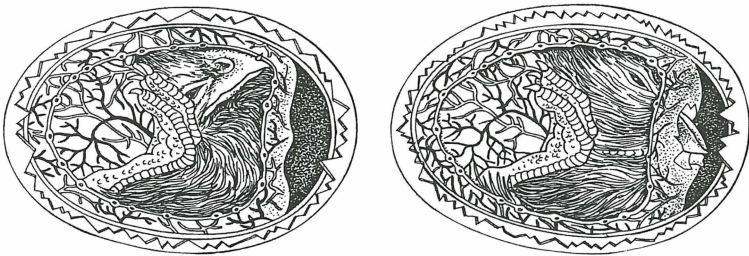


Abb. 2. Küken kurz vor dem und nach dem „Internal Pipping“ (IP).

Fig. 2. Chick short before and after internal pipping (IP).

Im Gegensatz zu VLECK & HOYT (1991) sehen andere Autoren keine gravierenden Unterschiede im embryonalen Energieumsatz, die sich an den Parametern Bebrütungsdauer, Entwicklungsmodus oder der taxonomischen Zugehörigkeit festmachen lassen (z.B. RAHN & AR 1974, PRINZINGER 1990).

RAHN & AR (1974) beschreiben ein Modell mit folgenden Hypothesen:

- 1) Beide Entwicklungsmodi (altricial und praecocial) zeigen einen prinzipiell identischen Verlauf des Sauerstoffverbrauchs: Beide haben eine Plateauphase.
- 2) Der mittlere Sauerstoffverbrauch pro g Frischeimasse ist nahezu konstant und unabhängig von interspezifischen Unterschieden bezüglich der Bebrütungszeit.

Diese Hypothesen wurden auf der Grundlage eines standardisierten, stark erweiterten Datenpools (alle Arten wurden unter identischen Bedingungen gemessen) auf das Vorhandensein eines generellen Basisverlaufs des aviären Stoffwechsels überprüft. Dazu wurde die Embryogenese im Hinblick auf die Energieumsatzrate und die Existenz eines Plateaus untersucht. Eigene Untersuchungen wurden dafür mit vorliegenden Meßdaten aus der Literatur vergleichend dargestellt.

Tab. 1 (S.140-141): Liste der 73 Vogelarten, bei denen die Embryogenese des Sauerstoffverbrauchs untersucht wurde (a = altricial, sa = semialtricial, p = praecocial).

Table 1 (P.140-141): List of 73 bird species of which embryogeny of O₂-consumption were integrated in this study (a = altricial, sa = semialtricial, p = precocial).

Ordnung	Art		Reife-grad	Autor
Struthioniformes	Emu	<i>Dromaius novaehollandiae</i>	p	Dietz 2004
	Nandu	<i>Rhea americana</i>	p	Dietz 2004
	Strauß	<i>Struthio camelus</i>	p	Dietz 2004
	Streifenkiwi	<i>Apteryx mantelli</i>	p	Dietz 2004
Tinamiformes	Perlsteißhuhn	<i>Eudromia elegans</i>	p	Dietz 2004
Procellariiformes	Gabelschwanz-Wellenläufer	<i>Oceanodroma furcata</i>	sp	Vleck & Kenagy 1980
	Großer Entensturmvogel	<i>Pachyptila vittata</i>	sp	Brown & Adams 1988
	Keilschwanz-Sturmtaucher	<i>Puffinus pacificus</i>	sp	Ackerman et al. 1980
	Langflügel-Sturmvogel	<i>Pterodroma macroptera</i>	sp	Brown & Adams 1988
	Laysanalbatros	<i>Diomedea immutabilis</i>	sp	Pettit et al. 1982
	Riesensturmvogel	<i>Macronectes giganteus</i>	sp	Brown & Adams 1988
	Schwarzfußalbatros	<i>Diomedea nigripes</i>	sp	Pettit et al. 1982
	Wanderalbatros	<i>Diomedea exulans</i>	sp	Brown & Adams 1988
	Weißkinn-Sturmvogel	<i>Procellaria aequinoctialis</i>	sp	Brown & Adams 1988
Wellenläufer	<i>Oceanodroma leucorhoa</i>	sp	Rahn & Huntington 1988	
Sphenisciformes	Adéliepinguin	<i>Pygoscelis adeliae</i>	sa	Bucher et al. 1986
	Felsenpinguin	<i>Eudyptes crestatus</i>	sa	Brown 1988
	Goldschopfpinguin	<i>Eudyptes chrysolophus</i>	sa	Brown 1988
	Kaiserpinguin	<i>Aptenodytes forsteri</i>	sa	Bucher et al. 1986
Pelicaniformes	Meerespelikan	<i>Pelecanus occidentalis</i>	a	Bartholomew & Goldstein 1984
Ciconiiformes	Silberreiher	<i>Casmerodius hollandicus</i>	sa	Vleck & Vleck 1996
Anseriformes	Graugans	<i>Anser anser</i>	p	Vleck et al. 1979
	Höckerschwan	<i>Cygnus olor</i>	p	Dietz 2004
	Moschusente	<i>Cairina moschata</i>	p	Kludig 1991
	Schwarzschwan	<i>Cygnus atratus</i>	p	Hoyt et al. 1979
	Stockente	<i>Anas platyrhynchos</i>	p	Dietz 2004
Falconiformes	Turmfalke	<i>Falco tinnunculus</i>	sa	Dietz 2004
Galliformes	Asiatische Zwergwachtel	<i>Coturnix chinensis</i>	p	Pearson 1999
	Buschhuhn	<i>Alectura lathamii</i>	p	Vleck et al. 1984
	Haushuhn	<i>Gallus f. domesticus</i>	p	Dietz 2004
	Haus-Truthuhn	<i>Meleagris g. gallopavo</i>	p	Dietz 2004
	Helmpferlhuhn	<i>Numida meleagris</i>	p	Ancel & Visschedijk 1993
	Jagdfasan	<i>Phasianus colchicus mongolicus</i>	p	Dietz 2004
	Japanwachtel	<i>Coturnix coturnix japonica</i>	p	Dietz 2004
	Thermometerhuhn	<i>Leipoa ocellata</i>	p	Vleck et al. 1984
	Virginia-Baumwachtel	<i>Colinus virginianus</i>	p	Dietz 2004

Ordnung	Art		Reif-grad	Autor
Gruiformes	Bläbhuhn	<i>Fulica atra</i>	p	Dietz 2004
	Teichuhn	<i>Gallinula Chloropus</i>	p	Dietz 2004
Charadriiformes	Amerikan. Stelzenläufer	<i>Himantopus mexicanus</i>	p	Grant 1982
	Lachmöwe	<i>Larus ridibundus</i>	sp	Dietz 2004
	Königsseeschwalbe	<i>Sterna maxima</i>	sp	Vleck & Vleck 1996
	Noddi	<i>Anous stolidus</i>	sp	Pettit & Whittow 1983
	Schlankschnabelnoddi	<i>Anous tenuirostris</i>	sp	Pettit & Whittow 1983
Columbiformes	Diamanttäubchen	<i>Geopelia cuneata</i>	sa	Dietz 2004
	Felsentaube	<i>Columba livia</i>	sa	Dietz 2004
	Ringeltaube	<i>Columba palumbus</i>	sa	Dietz 2004
Psittaciformes	Katharinasittich	<i>Bolborhynchus lineola</i>	a	Bucher 1983
	Nymphensittich	<i>Nymphicus hollandicus</i>	a	Pearson 1999
	Rosenköpfchen	<i>Agapornis roseicollis</i>	a	Bucher 1983
	Schwarzköpfchen	<i>Agapornis personatus</i>	a	Bucher 1983
	Smaragdsittich	<i>Enicognathus ferrugineus</i>	a	Bucher 1983
	Sonnensittich	<i>Aratinga solstitialis</i>	a	Bucher 1983
Wellensittich	<i>Melopsittacus undulatus</i>	a	Bucher 1983	
Strigiformes	Karpaten-Uhu	<i>Bubo bubo</i>	sa	Dietz 2004
	Schleiereule	<i>Tyto alba</i>	sa	Hamilton 1985
	Turkmenen-Uhu	<i>Bubo bubo omissus</i>	sa	Dietz 2004
Apodiformes	Mauersegler	<i>Apus apus</i>	a	Dietz 2004
Coliiformes	Blaunackenmausvogel	<i>Urocolius macrourus pulcher</i>	a	Dietz 2004
Piciformes	Buntspecht	<i>Dendrocopos major</i>	a	Berger et al. 1994
Passeriformes	Amsel	<i>Turdus merula</i>	a	Dietz 2004
	Blaumeise	<i>Parus caeruleus</i>	a	Dietz 2004
	Elster	<i>Pica pica</i>	a	Dietz 2004
	Goldammer	<i>Emberiza citrinella</i>	a	Dietz 2004
	Grünfink	<i>Carduelis chloris</i>	a	Dietz 2004
	Haussperling	<i>Passer domesticus</i>	a	Dietz 2004
	Kohlmeise	<i>Parus major</i>	a	Dietz 2004
	Mehlschwalbe	<i>Delichon urbica</i>	a	Dietz 2004
	Rauchschwalbe	<i>Hirundo rustica</i>	a	Birchard & Kilgore 1980
	Singdrossel	<i>Turdus philomelos</i>	a	Dietz 2004
	Tannenmeise	<i>Parus ater</i>	a	Dietz 2004
	Textor	<i>Ploceus cucullatus</i>	a	Vleck et al. 1979
	Uferschwalbe	<i>Riparia riparia</i>	a	Birchard & Kilgore 1980
	Zebrafink	<i>Poephila guttatus</i>	a	Dietz 2004

2. Untersuchte Arten

Für die Ergebnisse und Diskussion dieser Arbeit (DIETZ 2004) wurden die Daten der Embryogenese des Gasstoffwechsels von insgesamt 73 Vogelarten aus 18 Ordnungen (Tab. 1) berücksichtigt, wovon eigene Untersuchungen 34 Vogelarten umfassen. Die aus der Literatur entnommenen Meßdaten der anderen 39 Vogelarten wurden umgerechnet und einheitlich grafisch dargestellt. Berücksichtigung fanden $n = 25$ altriciale, $n = 12$ semialtriciale Arten (eigene Messungen: $n = 19$, davon $n = 13$ altricial und $n = 6$ semialtricial), sowie $n = 22$ praecociale, $n = 14$ semipraecociale Arten (eigene Messungen: $n = 15$, 14 praecociale Arten, 1 semipraecociale Art). Alle Arten wurden unter gleichen Bedingungen bebrütet. Die Bebrütungstemperatur betrug $37,6^{\circ}\text{C}$ bei einer relativen Luftfeuchte von 60 % (Thermo-Hygrometer: Thermo-ton Hygro, Fa. Diehl, Meßgenauigkeit $\pm 0,1$ %).

3. Ergebnisse und Diskussion

Unterschiede zwischen altricialen und praecocialen Vogelarten

Es gibt mehrere Merkmale, in denen sich praecociale und altriciale Vogelarten unterscheiden. Vergleicht man die relative Eimasse mit der Weibchenmasse, so finden sich Unterschiede bezüglich der Entwicklungsstufe der Jungvögel. BEZZEL & PRINZINGER (1990) geben für die relative Eimasse altricialer Arten einen Wertebereich von 4-10 % und für praecociale Arten einen Bereich von 9-21 % an.

Desweiteren ist der Energiegehalt der Eier von altricialen und praecocialen Vogelarten unterschiedlich. Für das Ei eines altricialen Vogels geben BEZZEL & PRINZINGER (1990) eine Energiedichte von $4,76 \text{ kJ}\cdot\text{g}^{-1}$ an, die eines praecocialen Vogels ist fast doppelt so hoch ($7,98 \text{ kJ}\cdot\text{g}^{-1}$). Große Unterschiede gibt es auch bei der Eimasse, die zwischen 0,3 g (Kolibri) und 1 600 g (Strauß) liegt.

Betrachtet man alle Vogelarten, gibt es weitere Parameter, die über weite Bereiche streuen. So unterscheiden sich die Bebrütungszeiten der einzelnen Vogelarten beträchtlich. Kleine Sperlingsvögel (Passeriformes) zeigen minimale Bebrütungszeiten von 10 - 11 Tage (d), der Königsalbatros (*Diomedea epomorpha*) hingegen weist mit 80 - 90 d die längste Bebrütungszeit auf.

Aufgrund dieser großen Variationsbreite und der genannten Unterschiede zwischen altricialen und praecocialen Arten ist es für VLECK & VLECK (1987) erstaunlich, daß diese Faktoren keinen Einfluß auf die Phänologie der Embryogenese des Gasstoffwechsels haben sollen.

Das Auftreten einer Plateauphase

Bei praecocialen Vogelarten ist ein Plateau im Stoffwechselverlauf der Embryogenese seit langem bekannt. In neueren Arbeiten ist mehrfach der Stoffwechsel bei altricialen Vogelarten auf das Auftreten eines Plateaus untersucht worden. Dabei konnte auch bei altricialen Vogelarten nach etwa zwei Drittel der Bebrütungszeit eine plateau-

charakteristische Stagnationsphase des Stoffwechsels beobachtet werden (HAMILTON 1985, BUCHER et al. 1986, HINNINGER 1990, SCHMIDT 1990, OP DE HIPT & PRINZINGER 1992, BERGER et al. 1993a und 1993b, DIETZ 2004).

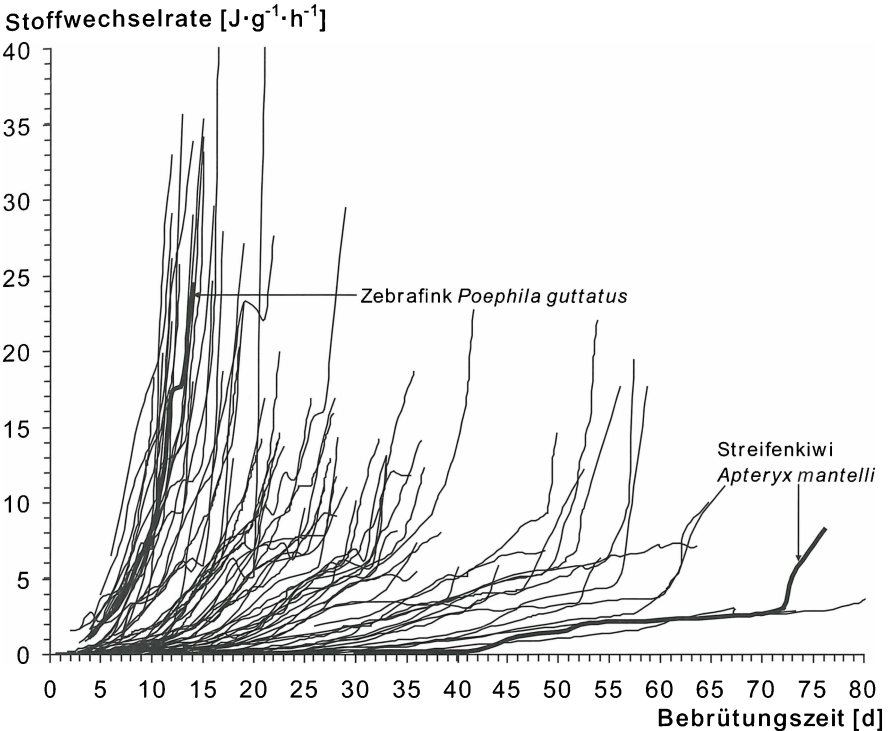


Abb. 3. Massenspezifische embryonale Stoffwechselrate aller berücksichtigten Arten ($n = 73$), Zebrafink *Poephila guttatus* (altricial) und Streifenkiwi *Apteryx mantelli* (praecocial) fett markiert ($d = \text{Tage}$).

Fig. 3. Mass specific embryonic metabolic rate of all considered species ($n = 73$), zebra finch *Poephila guttatus* (altricial) und brown kiwi *Apteryx mantelli* (praecocial) are marked bold

In eigenen Untersuchungen wurden 37 altriciale Vogelarten und 36 praecociale Vogelarten auf die Existenz eines Plateaus untersucht (DIETZ 2004). Mit Ausnahme einer Familie (Megapoden) haben alle Arten ein Plateau im Stoffwechselverlauf gezeigt. Die Embryogenese des Stoffwechsels zeigt bei altricialen, semialtricialen, praecocialen, semipraecocialen Vogelarten mit Ausnahme einer Familie einen identischen Verlauf (Abb. 3). Der Energieumsatz steigt zunächst exponentiell an. Nach etwa zwei Drittel der Bebrütungszeit erreicht der Anstieg eine Plateauphase. Während dieser Phase stagniert die tägliche Zunahme des Umsatzes und wird je nach Vogelart für einige

Stunden (kleine Arten) bis einige Tage (bei großen Arten) auf einem konstanten Niveau gehalten. Nach dieser Phase steigt der Stoffwechsel wieder weiter exponentiell an. Das External Pipping (der Vogel hat mit dem Schnabel die Kalkschale nach außen durchstoßen) ist hier bereits erfolgt, um dem erhöhten Sauerstoffbedarf des Vogels für die beginnende Schlupfphase nachzukommen.

(d = incubation time).

Das Beispiel Zebrafink (*Poephila guttata*) (Abb. 3) zeigt deutlich, daß altriciale Arten einen steilen Anstieg des Energieumsatzes mit kurzer Plateauphase aufweisen. Der Vergleich mit dem Streifenkiwi (*Apteryx mantelli*) verdeutlicht die längere Bebrütungszeit und die ausgeprägte Plateauhase bei praecocialen Arten (PRINZINGER & DIETZ 2002).

Nur der Verlauf der Embryonalstoffwechsel der praecocialen Megapodiidae (*Alectura lathamii*, *Leipoa ocellata*) weisen nach bisherigem Datenstand kein Plateau auf. SEYMOUR (1992) und VLECK et al. (1984) stellten bei Großfußhühnern fest, daß am Ende ihrer Embryonalentwicklung kein „Internal Pipping“ in die Luftkammer stattfindet, sondern die Vögel mit ihren Schultern die Eischale aufstemmen. Darin sehen sie den Hauptgrund, daß ein Plateau nicht auftritt. Prof. Dr. Dr. H. R. DUNCKER (mdl. Mtlg.) ist dagegen der Auffassung, daß Megapoden einen Teil ihrer Embryogenese auf die Zeit nach dem Schlupf verlegen, da sie noch bis zu 1 d nach dem Schlupf im Bruthügel verharren. Die Leistungsfähigkeit der Lunge ist zu diesem Zeitpunkt sehr gering, da die Luftkapillaren noch mit Flüssigkeit gefüllt sind. Erst danach steigt der Sauerstoffverbrauch rapide an.

Mögliche Ursachen für das Auftreten eines Embryonalstoffwechsel-Plateaus

Was könnten die Ursachen für das Auftreten eines Plateaus im Embryonalstoffwechsel sein? Gibt es einen Grund zur Annahme, daß sie möglicherweise nicht für beide Entwicklungstypen zutreffen? In der Literatur sind dazu mehrere Gründe diskutiert worden:

Ein Grund für die Entstehung eines Plateaus in der Stoffwechselrate könnte die Begrenztheit der Atmungskapazität der Chorioallantois bzw. die Sättigung der Gasdurchlässigkeit der Eischale darstellen (RAHN et al. 1974). Der Sauerstoffverbrauch läßt sich in dieser Phase nicht über einen bestimmten Grenzwert steigern.

Zusätzlich zu dieser Sauerstoffmangelsituation kommt es auch zu einem Anstieg des CO₂-Partialdrucks im Ei-Inneren, der eine entscheidende Ursache für den Beginn der Lungenatmung darstellen könnte (RAHN et al. 1979). Zunächst dient die Chorioallantois neben der Lunge weiterhin als Atmungsorgan. Die Atmung über die Lunge nimmt aber stetig zu. Danach kann es noch einmal zu einem erhöhten CO₂-Partialdruck kommen, der das „External Pipping“ (Durchstoßen der äußeren Eischale) auslöst (RAHN et al. 1974, SEYMOUR 1992).

VLECK et al. (1979) sehen in der Korrelation zwischen Gewebewachstum und Stoffwechsel einen Faktor zur Ausbildung eines Plateaus. Wachteln (*Coturnix coturnix*) erreichen schon nach etwa 80 % der Bebrütungszeit ihre Schlupfmasse. Diese Stagnation

im Wachstum erzeugt ihrer Meinung nach die Plateauphase im Sauerstoffverbrauch. Da die Energiemenge, die zum Wachstum erforderlich ist, etwa 85 % des Gesamtenergiebedarfs (Wachstum und Betriebsstoffwechsel) ausmacht und hier vollständig wegfällt (VLECK et al. 1980a,b, VLECK & VLECK 1996).

Den Grund für das weitere Verbleiben des entwickelten Embryos im Ei sehen VLECK et al. (l. c.) darin, daß der praecociale Vogel in diesem Zeitraum seine sensorischen, motorischen und thermoregulatorischen Fähigkeiten weiter ausbildet. Die Ausbildung und Reifung dieser Systeme benötigt nach ihrer Meinung weniger Energie, was sich in einem Plateau widerspiegelt. Ein Absinken der Wachstumsrate während der späteren Embryogenese kann aber auch bei altricialen Arten beobachtet werden (BUCHER et al. 1986).

Der Zeitpunkt der Umstellung der Atmung von der Chorioallantois auf die Lunge findet sowohl bei praecocialen als auch bei altricialen Arten während der Plateauphase statt. Hiermit wird begründet, warum man bei beiden Entwicklungstypen ein Plateau findet. In dieser Phase ist offensichtlich keine weitere Steigerung des Stoffwechsels möglich. Erst danach steige der Stoffwechsel bis zum Schlupf wieder exponentiell an (PRINZINGER 1990).

Eine wichtige Funktion wird dem Plateau für die Schlupf-Synchronisation zugeschrieben. Diese Phase könne über externe Stimuli verkürzt oder verlängert werden und so einen variablen Zeitraum darstellen, um den Schlupf aller Individuen eines Geleges zu synchronisieren (VLECK et al. 1980a).

Die Ursache dafür, daß ein Plateau bei altricialen Arten bisher nicht gefunden wurde, könnte daran liegen, daß der prozentuale Anteil des Plateaus an der (sowieso schon kürzeren) Bebrütungszeit im Vergleich zu praecocialen Arten geringer ist. Das kann bei altricialen Arten mit sehr kurzen Bebrütungszeiten dazu führen, daß ein Plateau einfach „übersehen“ wird. Bezieht man bei vielen unterschiedlichen Messungen die individuelle Variabilität mit ein, so können sich bei altricialen Arten mit kurzer Bebrütungszeit die Phasen überlagern und somit das Plateau bei Bildung von Mittelwerten der Daten verschwinden und daher übersehen werden. Auch kann ein kurzes Plateau leicht übersehen werden, wenn die Meßpunkte zu weit auseinander liegen (OP DE HIPT & PRINZINGER 1992).

Betrachtet man das Zeitmuster der Embryogenese von altricialen und praecocialen Vogelarten, so findet man einige Parallelen in ihrem zeitlichen Ablauf: „Die Entwicklungen der einzelnen Organe sind in ein starres Zeitgerüst der Entwicklungsabläufe eingefügt, das auch im Vergleich von nestflüchtenden und nesthockenden Arten kaum Abwandlungen zeigt“ (STARCK 1989). Nesthocker durchlaufen in einer späten Phase der Embryogenese das praecociale Entwicklungsstadium. So können z.B. bei beiden Entwicklungstypen epidermale Federanlagen nachgewiesen werden, die bei altricialen Arten aber von einem bestimmten Zeitpunkt an im Wachstum unterdrückt werden, bzw. zurückgebildet werden. Gleiche Zeitmuster treffen auch auf die Ossifikation zu, die sich nur in ihrer Flächenausdehnung voneinander unterscheidet (STARCK 1989).

Wenn man davon ausgeht, daß die biologischen Zeitmuster der Embryogenese bei beiden Entwicklungsmodi gleich sind (bei gleicher Eimasse), muß die morphologische und physiologische Entwicklung bei altricialen Arten (in physikalischer Zeit) zwangsläufig schneller vonstatten gehen. Das ist möglicherweise ein Grund für die verkürzte Plateauphase bei altricialen Vogelarten (PRINZINGER & DIETZ 1995).

Dieser relativ kurze Zeitraum der Plateauphase bei sehr kleinen altricialen Vögeln (in einigen Fällen nur einige Stunden) birgt die Gefahr, daß bei punktuellen Messungen oder bei der Mittelwertbildung verschiedener Eier, bei denen die Plateauphase zu unterschiedlichen Zeitpunkten erreicht wird, das Plateau leicht übersehen wird. Diesen Effekt konnten OP DE HIPT & PRINZINGER (1992) bei Amseln (*Turdus merula*) zeigen. Eigene Untersuchungen am Diamanttäubchen (*Geopelia cuneata*) konnten dies deutlich belegen (PRINZINGER et al. 1997a). Als die Meßdaten von allen Eiern gemittelt wurden, war die Plateauphase nicht mehr zu sehen. In der Einzeldarstellung individueller Eier war sie aber vorhanden.

Desweiteren kann die Tageszeit einen Einfluß auf die Stoffwechselrate haben. Der Gasstoffwechsel unterliegt einer diurnalen Rhythmik, wobei die Tagwerte deutlich über den Nachtwerten liegen (HINNINGER 1990, BERGER 1994).

Bestimmung des Plateaustoffwechsels

Mit der nachfolgend beschriebenen Methode wurde versucht, unter Berücksichtigung von 73 Vogelarten eine repräsentative Stoffwechselverlaufskurve für altriciale und praecociale Vögel zu erstellen. Anhand der daraus resultierenden Ergebnisse wurden dann die bestehenden Theorien geprüft. Mit Hilfe eines Computerprogrammes (Sigma Scan 3.92, Fa. Jandel) wurden zusätzlich zu den eigenen Untersuchungen, alle verfügbaren Daten der Stoffwechselverlaufskurven aus der Literatur übernommen und in ein übereinstimmendes Datenformat gebracht, um sie für die weiteren Betrachtungen leichter verarbeiten zu können.

Bei den Berechnungen wurden alle altricialen und semialtricialen Arten sowie alle praecocialen und semipraecocialen Arten zu den zwei Gruppen „altricial“ und „praecocial“ zusammengefaßt.

Alle Daten wurden in die Berechnung mit einbezogen, mit Ausnahme der Großfußhühner (Megapodiidae), vertreten durch das Thermometerhuhn (*Leipoa ocellata*) und das Buschhuhn (*Alectura lathami*). Beide Arten zeigen einen abweichenden Stoffwechselverlauf ohne Plateau (VLECK et al. 1984) und wurden deshalb nicht in Betracht gezogen.

Zunächst wurden alle Originaldaten als Stoffwechselkurven [$J \cdot g^{-1} \cdot h^{-1}$] dargestellt (wichtig für die Berechnung der Gesamtenergiebilanz der Embryogenese). In einer weiteren Bearbeitung wurden alle Daten (beide Koordinaten) wie folgt als relative Einheiten dargestellt.

Betrachtet man alle Vogelarten, so zeigt sich in der Dauer der Embryogenese eine große Variationsbreite. Die Bebrütungszeiten der Vögel differieren um den Faktor 9,

die Eimassen sogar um den Faktor von rund 2000 (PRINZINGER & DIETZ 1995). Diese große Streubreite hat einen erheblichen Einfluß auf den massenspezifischen Sauerstoffverbrauch, sowie auf den zeitlichen Ablauf der Embryogenese. Bei allen Abbildungen wurde zunächst dem mittleren Umsatz im Verlauf des Plateaus dem relativen Wert 100 % zugeordnet.

Für die Bebrütungszeit wurden zwei relative Werte berechnet. Im ersten Fall wurde der Schlupfzeitpunkt auf 100 % gesetzt, um das zeitliche Auftreten eines Plateaus im Verlauf der Embryogenese zu dokumentieren (Abb. 4 bis Abb. 7). In einem weiteren Schritt wurde der Zeitpunkt der Mitte des Plateaus auf 100 % gesetzt, um eine standardisierte Mittelwertkurve für die Stoffwechselrate zu erhalten. Der Mittelpunkt eines Plateaus wurde dabei als der Punkt festgelegt, in dem der Sauerstoffverbrauch seine geringste Änderung pro Zeit aufwies. Dieser Punkt wurde in diesem Modus als mittlerer Sauerstoffverbrauch zum Zeitpunkt des Plateaus definiert (Abb. 8 bis Abb. 11).

In allen Fällen konnte dieser Punkt ohne Schwierigkeiten festgestellt werden.

Es ist notwendig, die Plateaumitte auf 100 % relative Bebrütungszeit zu setzen, da das zeitliche Auftreten eines Plateaus innerhalb der Bebrütungszeit stark variieren kann. So liegt der Plateaubeginn bei altricialen Arten ($n = 37$) nach der ersten Berechnungsmethode zwischen 70 % und 96 % der relativen Bebrütungszeit (Abb. 5). Für die praecocialen Arten ($n = 34$, Megapodiidae nicht berücksichtigt) liegt der Plateaubeginn zwischen 67 und 92 % der relativen Bebrütungszeit (Abb. 7). Hierin unterscheiden sich somit beide Entwicklungsmodi nur gering.

In Abb. 4 zeigt sich dieser Effekt. Erstellt man eine gemittelte Kurve für alle Arten, in die alle Einzelkurven eingehen, so ist das Plateau bei altricialen Vögeln nicht mehr zu sehen, bei den praecocialen Arten ist es durch die Streuung der Einzelkurven ebenso verändert (Abb. 6). Dies hat aber nur Einfluß auf den durchschnittlichen Kurvenverlauf während der Plateauphase, da Beginn und Ende der Plateauphase in einem kleinen Bereich streuen. Bei Mittelwertbildung über alle Arten (altricialen und praecocialen Arten getrennt) erhält man also nicht nur keine charakteristische Stoffwechselverlaufskurve, sondern produziert damit auch ein falsches Ergebnis.

Somit ist es unumgänglich, Stoffwechselrate und Bebrütungszeit in relativen Werten anzugeben, wenn man eine allgemeingültige, den charakteristischen Stoffwechselverlauf darstellende Kurve für altricialen und praecocialen Vogelarten erhalten will. Mit dieser Methode legt man alle Kurven durch denselben Punkt übereinander.

Zu den jeweiligen Mittelwertkurven der Stoffwechselrate ist die Exponentialregression der Gesamtfunktion über alle Arten aufgetragen (allgemeine Formel s. Gleichung 1). Bei der verwendeten Exponentialregression wurden die Meßwerte in der Plateauphase nicht in die Wertung einbezogen.

$$(1) M_{rel} = a \cdot e^{b \cdot BT_{rel}}$$

M_{rel} = relative Embryonalstoffwechselrate, Plateaumitte entspricht 100 %

a = kurvenspezifischer Konstantentherm

b = kurvenspezifischer Regressionskoeffizient

BT_{rel} = relative Bebrütungszeit, Plateaumitte entspricht 100 %

Beim Vergleich von Stoffwechselkurve und dazu berechneter Exponentialregression zeigt sich, daß der exponentielle Anstieg nur im Bereich des Plateaus unterbrochen ist und danach wieder im gleichen Algorithmus weiter ansteigt. Die exponentielle Wachstumskurve ist somit „nur“ um die Zeitdauer des Plateaus zeitlich nach hinten verschoben (PRINZINGER & DIETZ 1995).

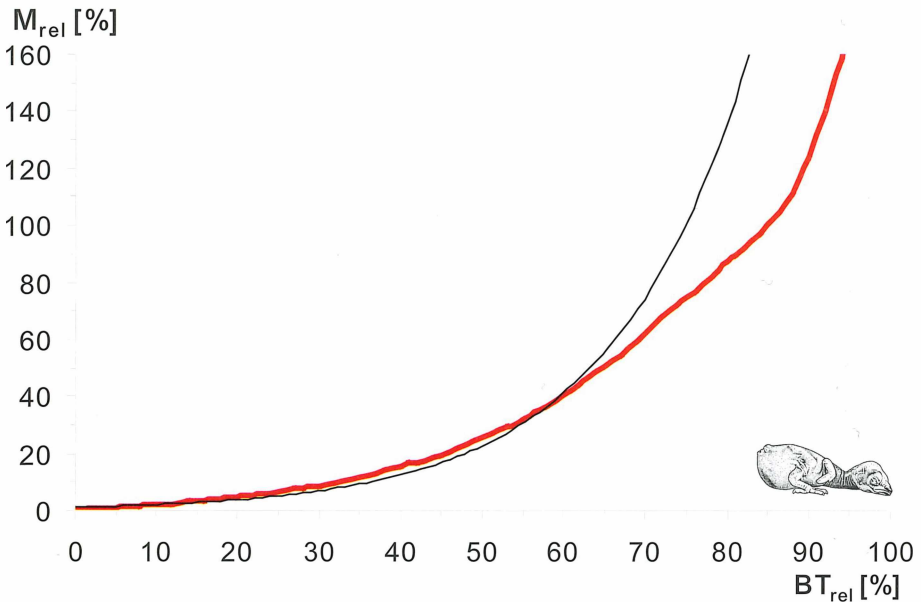


Abb. 4. Relative Embryonalstoffwechselrate (M_{rel}) in Abhängigkeit von der relativen Bebrütungszeit (BT_{rel}) bei altricialen Vogelarten. Die Gesamtbebrütungszeit bis zum Schlupf = 100 %. Das Plateau wurde als 100 % relative Stoffwechselrate definiert. Dargestellt ist die Durchschnittskurve aller altricialen Vogelarten (rote Linie) sowie die berechnete Exponentialregression $y = 1,09 \cdot e^{0,059 \cdot BT_{rel}}$; $r^2 = 0,95$.

Fig. 4. Relative embryonic metabolic rate (M_{rel}) in relation to the relative incubation time (BT_{rel}) of altricial bird species. Total incubation time until hatching = 100 %. Plateau phase was defined as 100 % relative metabolic rate. Mean course of all altricial species (red curve) and corresponding exponential regression curve $y = 1,09 \cdot e^{0,059 \cdot BT_{rel}}$; $r^2 = 0,95$.

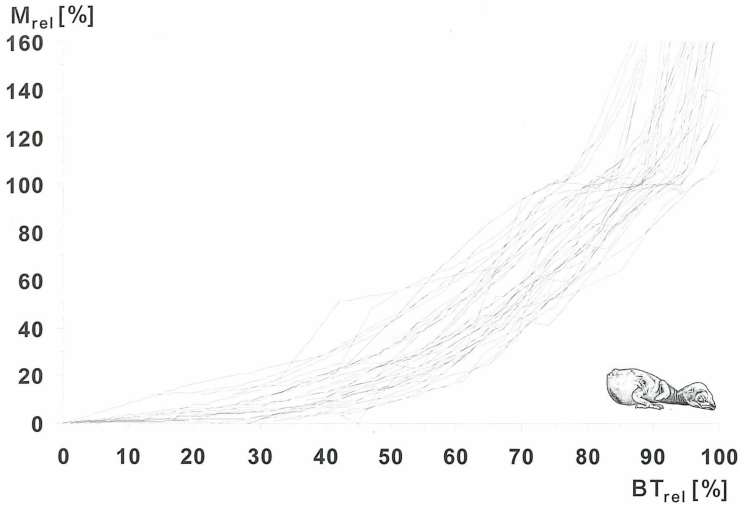


Abb. 5. Relative Embryonalstoffwechselrate (M_{rel}) in Abhängigkeit von der relativen Bebrütungszeit (BT_{rel}) bei altricialen Vogelarten (weitere Hinweise s. Abb. 4). Dargestellt sind einzelne Arten (vgl. Daten DIETZ 2004, Band 2).

Fig. 5. Relative embryonic metabolic rate (M_{rel}) in relation to the relative incubation time (BT_{rel}) of altricial bird species (see Fig. 4). Shown are curves of single species (see DIETZ 2004, Vol. 2).

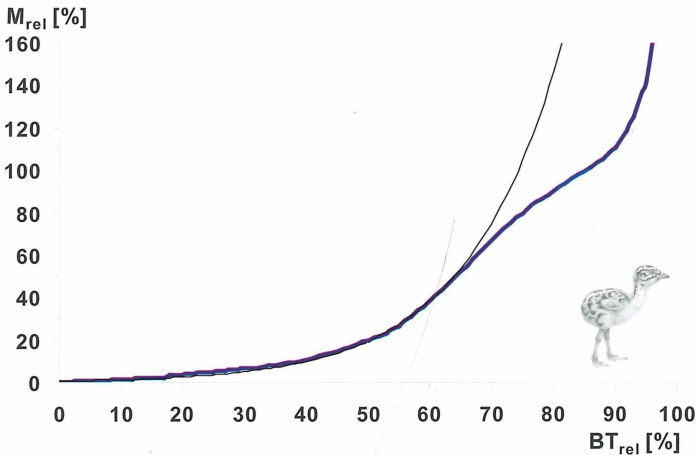


Abb. 6. Relative Embryonalstoffwechselrate (M_{rel}) in Abhängigkeit von der relativen Bebrütungszeit (BT_{rel}) bei praecocialen Vogelarten. Die Gesamtbebrütungszeit bis zum Schlupf = 100 %. Das Plateau wurde als 100 % relative Stoffwechselrate definiert. Dargestellt ist die Durchschnittskurve aller praecocialen Vogelarten (blaue Linie) sowie die berechnete Exponentialregression $y = 0,63 \cdot e^{0,067 \cdot BT_{rel}}$, $r^2 = 0,95$.

Fig. 6. Relative embryonic metabolic rate (M_{rel}) in relation to the relative incubation time (BT_{rel}) of precocial bird species. Total incubation time until hatching = 100 %. Plateau phase was defined as 100 % relative metabolic rate. Mean course of all altricial species (blue curve) and corresponding exponential regression curve $y = 0,63 \cdot e^{0,067 \cdot BT_{rel}}$, $r^2 = 0,95$.

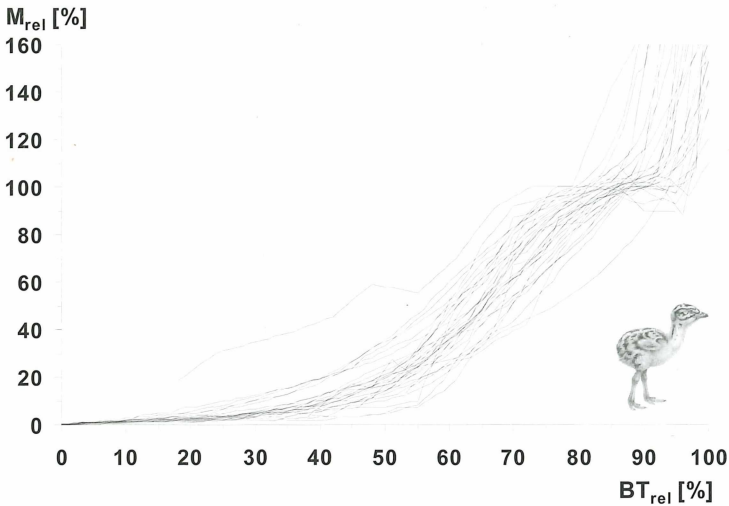


Abb. 7. Relative Embryonalstoffwechselrate (M_{rel}) in Abhängigkeit von der relativen Bebrütungszeit (BT_{rel}) bei praecocialen Vogelarten (weitere Hinweise s. Abb. 6). Dargestellt sind einzelne Arten (vgl. Daten DIETZ 2004, Band 2).

Fig. 7. Relative embryonic metabolic rate (M_{rel}) in relation to the relative incubation time (BT_{rel}) of precocial bird species (see Fig. 6). Shown are curves of single species (see DIETZ 2004, Vol. 2).

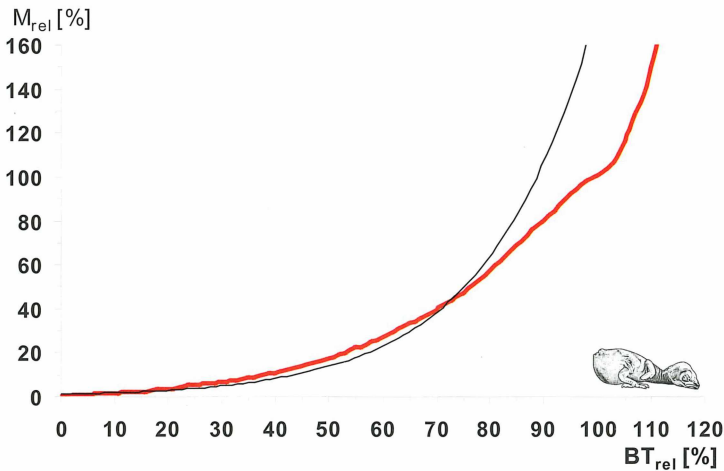


Abb. 8. Relative Embryonalstoffwechselrate (M_{rel}) in Abhängigkeit von der relativen Bebrütungszeit (BT_{rel}) bei altricialen Vogelarten. Die Gesamtbebrütungszeit bis zum Schlupf = 100 %. Das Plateau wurde als 100 % relative Stoffwechselrate definiert, die Plateaumitte auf 100 % relative Bebrütungszeit. Dargestellt ist die Durchschnittskurve aller altricialen Vogelarten (rote Linie) sowie die berechnete Exponentialregression $y = 1,02 \cdot e^{0,051 \cdot BT_{rel}}$, $r^2 = 0,94$.

Fig. 8. Relative embryonic metabolic rate (M_{rel}) in relation to the relative incubation time (BT_{rel}) of altricial bird species. Total incubation time until hatching = 100 %. Plateau phase was defined as 100 % relative metabolic rate, middle of plateau phase = 100 %. Mean course of all altricial species (red curve) and corresponding exponential regression curve $y = 1,02 \cdot e^{0,051 \cdot BT_{rel}}$, $r^2 = 0,94$.

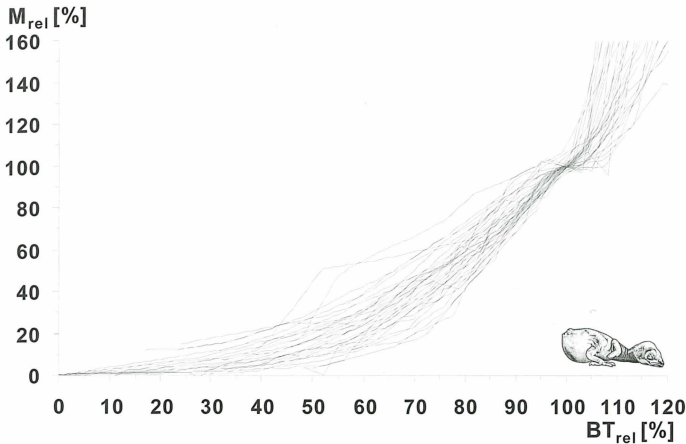


Abb. 9. Relative Embryonalstoffwechselrate (M_{rel}) in Abhängigkeit von der relativen Bebrütungszeit (BT_{rel}) bei altricialen Vogelarten (weitere Hinweise s. Abb. 8). Dargestellt sind einzelne Arten.

Fig. 9. Relative embryonic metabolic rate (M_{rel}) in relation to the relative incubation time (BT_{rel}) of altricial bird species (see Fig. 8). Shown are curves of single species.

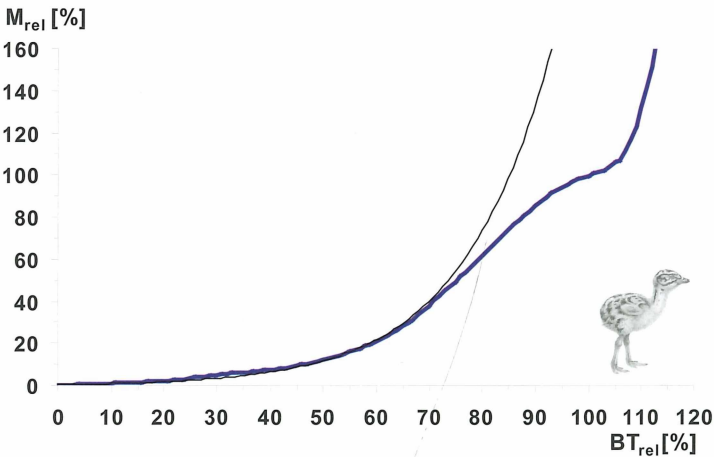


Abb. 10. Relative Embryonalstoffwechselrate (M_{rel}) in Abhängigkeit von der relativen Bebrütungszeit (BT_{rel}) bei praecocialen Vogelarten. Die Gesamtbebrütungszeit bis zum Schlupf = 100 %. Das Plateau wurde als 100 % relative Stoffwechselrate definiert, die Plateaumitte auf 100 % relative Bebrütungszeit. Dargestellt ist die Durchschnittskurve aller praecocialen Vogelarten (blaue Linie) sowie die berechnete Exponentialregression $y = 0,53 \cdot e^{0,061 \cdot BT_{rel}}$; $r^2 = 0,96$.

Fig. 10. Relative embryonic metabolic rate (M_{rel}) in relation to the relative incubation time (BT_{rel}) of precocial bird species. Total incubation time until hatching = 100 %. Plateau phase was defined as 100 % relative metabolic rate, middle of plateau phase = 100 %. Mean course of precocial species (blue curve) and corresponding exponential regression $y = 0,53 \cdot e^{0,061 \cdot BT_{rel}}$; $r^2 = 0,96$.

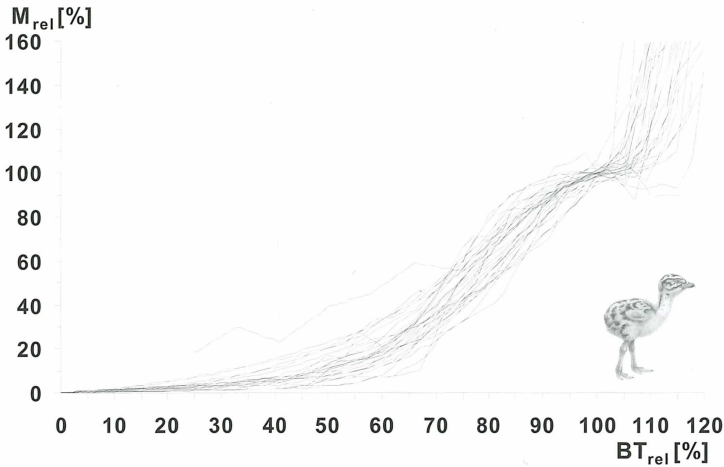


Abb. 11. Relative Embryonalstoffwechselrate (M_{rel}) in Abhängigkeit von der relativen Bebrütungszeit (BT_{rel}) bei praecocialen Vogelarten (weitere Hinweise s. Abb. 10). Dargestellt sind einzelne Arten.

Fig. 11. Relative embryonic metabolic rate (M_{rel}) in relation to the relative incubation time (BT_{rel}) of altricial bird species (see Fig. 10). Shown are curves of single species.

Stoffwechselrate in der Plateauphase

Der Verlauf des Stoffwechsels in der Plateauphase kann unterschiedlich gestaltet sein (Abb. 3). So muß der Stoffwechsel in der Plateauphase nicht unbedingt horizontal verlaufen. Er kann während der Plateauphase sowohl sinken als auch steigen. Alle drei Phänomene können auch innerhalb einer Art bei verschiedenen Individuen beobachtet werden (PRINZINGER et al. 1995). Bei Nandu (*Rhea americana*) und Emu (*Dromaius novaehollandiae*) z.B. sinkt der Sauerstoffverbrauch in dieser Phase deutlich ab (VLECK et al. 1980b).

Der Energieumsatz zum Zeitpunkt des „Internal Pipping“ wäre in diesem Fall geringer als der mittlere Plateaustoffwechsel. Darauf haben schon HOYT et al. (1978a) auch bei ihren Untersuchungen zur Stoffwechselrate des Straußes (*Struthio camelus*) hingewiesen. Da sich das Plateau aber nur über einen Tag erstreckt, treten Schwankungen nur stundenweise auf und können somit leicht übersehen werden. Hier kann nur anhand kontinuierlicher Messungen über die gesamte Bebrütungszeit eine sichere Aussage getroffen werden.

Beide Entwicklungsmodi (altricial und praecocial) zeigen nach der hier beschriebenen Datenauswertung eine deutliche Plateauphase im Sauerstoffverbrauch während der Embryogenese. Das Auftreten dieser Plateauphase ist somit auch unabhängig von Entwicklungsmodus, Eimasse und Bebrütungszeit.

Die Sauerstoffverbrauchsrate, die zum Zeitpunkt des Plateaus direkt vor dem nachfolgenden exponentiellen Anstieg gemessen wird, wird als pre-IP Sauerstoffverbrauch bezeichnet. Sie dient als Vergleichsgrundlage bzw. Standardisierung zum interspezifischen Vergleich.

Zwischen dem Energieumsatz während der Plateauphase (i.d.R. angegeben als pre-IP Sauerstoffverbrauch) und der Frischeimasse besteht folgender Zusammenhang (PRINZINGER 1990):

$$(2) \quad M_p = b \cdot W_e^{0,76}$$

M_p = Energieumsatz während der Plateauphase [$J \cdot h^{-1}$]
 b = Konstante
 W_e = Frischeimasse [g]

Für den pre-IP Sauerstoffverbrauch werden von verschiedenen Autoren exakte Gleichungen angegeben.

Die von PRINZINGER (1990) aufgestellte Gleichung wurde zum besseren Vergleich in Sauerstoffverbrauch [$mL \cdot d^{-1}$] umgerechnet:

$$(3) \quad VO_2 = 23,2 \cdot W_e^{(0,76 \pm 0,03)} \quad (n = 44)$$

RAHN & PAGANELLI (1990) erhielten auf der Basis von 77 Vogelarten folgende Beziehung zwischen diesen beiden Größen:

$$(4) \quad VO_2 = 23,5 \cdot W_e^{(0,734 \pm 0,02)} \quad (n = 77)$$

Die von HOYT et al. (1978b) gefundene Gleichung unterscheidet sich davon nur wenig:

$$(5) \quad VO_2 = 26,4 \cdot W_e^{(0,726)} \quad (n = 34)$$

Die Korrelationskoeffizienten und die die Abhängigkeit direkt bedingenden Exponenten der Gleichungen (3), (4) und (5) unterscheiden sich nur geringfügig.

Somit reduziert sich der massenspezifische Stoffwechsel mit zunehmender Eimasse. Eine Gesetzmäßigkeit, die so auch bei adulten Vögeln gefunden wurde (LASIEWSKI & DAWSON 1967).

Um diese Gleichungen zu aktualisieren, wurden die eigenen Daten einschließlich aller verfügbaren Daten aus der Literatur zur Darstellung einer eigenen neuen Gleichung für den Pre-IP-Sauerstoffverbrauch im Verhältnis zur Frischeimasse verknüpft.

Folgende Gleichungen konnten für altricial (6) und praecocial (7) Arten aufgestellt werden:

$$(6) \quad VO_2 = 15,81 \cdot W_e^{0,797} \quad (n = 37; r^2 = 0,91; p \leq 0,001)$$

$$(7) \quad VO_2 = 22,63 \cdot W_e^{0,722} \quad (n = 34; r^2 = 0,91; p \leq 0,001)$$

Bezüglich der Höhe der Plateauphase im Embryonalstoffwechsel unterscheiden sich beide Entwicklungstypen somit sehr deutlich. Die Untersuchung von insgesamt 71 Vogelarten hat ergeben, daß der durchschnittliche Sauerstoffverbrauch [$\text{mL}\cdot\text{d}^{-1}$] in der Plateauphase bei altricialen Arten etwa 30 % niedriger ist als bei praecocialen Arten (Abb. 12).

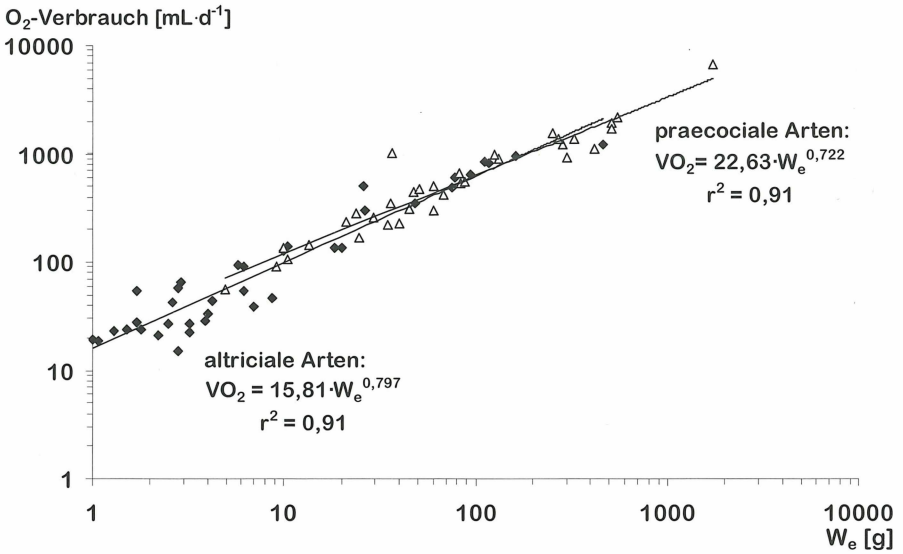


Abb. 12. Zusammenhang zwischen durchschnittlichem O_2 -Verbrauch [$\text{mL}\cdot\text{d}^{-1}$] zum Zeitpunkt des Plateaus und Frischeimasse W_e [g], unterteilt nach altricialen (schwarze Rauten) und praecocialen Arten (Dreiecke) in doppelt logarithmischer Darstellung.

Fig. 12. Connection of mean course of O_2 -consumption [$\text{mL}\cdot\text{d}^{-1}$] at and fresh egg mass W_e [g], at the time of the plateau phase. Altricial species (diamonds), precocial species (triangles), double logarithmic axis.

Diese Differenz von etwa 30 % in Höhe des Sauerstoffverbrauchs stimmt mit Untersuchungen von VLECK & VLECK (1987) über die pre-IP Sauerstoffverbrauchsrate überein.

Dauer der Plateauphase

Die relative Dauer der Plateauphase (bezogen auf die gesamte Bebrütungszeit) scheint bei allen Arten innerhalb eines Taxons abhängig von der Frischeimasse und der absoluten Bebrütungszeit zu sein.

Die relative Dauer der Plateauphase beträgt im Mittel $10,2 \pm 3,0 \%$ ($n = 71$, Megapodiidae nicht berücksichtigt) der Gesamtbebrütungszeit. Betrachtet man die altricialen Arten allein, so beträgt der Bereich $7,5 \pm 3,0 \%$ ($n = 37$). Praecociale Arten zeigen eine beträchtlich länger andauernde Phase ($13,1 \pm 7,2 \%$ ($n = 34$)).

Die Bestimmung der relativen Plateaudauer in den Stoffwechselverlaufskurven erfolgte in diesem Fall per Augenmaß. Dabei ist es oft sehr schwierig, den Anfangs- oder Endpunkt eines Plateaus zu ermitteln. Diese Daten können deshalb nur als grobe Anhaltspunkte genommen werden und sind im Folgenden daher nicht weiter berücksichtigt.

Berechnet man zu den einzelnen Stoffwechselkurven die Exponentialregression, so eröffnet sich hiermit eine neue Methode zur Bestimmung der Plateaudauer. Das Plateau unterbricht die exponentielle Wachstumskurve und verschiebt es um seine Dauer parallel. Die einsetzende Abflachung ist im Vergleich zur Exponentialregression deutlich zu erkennen. Nach dieser Methode erhält man für altricialen Arten eine relative Plateaudauer von $10,4 \%$ und für praecociale Arten eine relative Plateaudauer von $17,5 \%$.

relative Dauer Plateau [%]

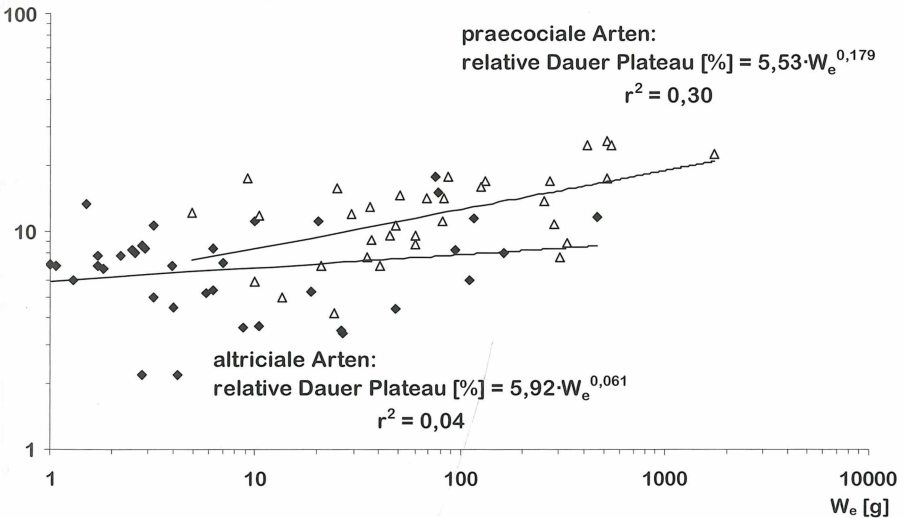


Abb. 13. Zusammenhang zwischen relativer Dauer der Plateauphase [% der gesamten Embryogenese-Zeit] und der Frischeimasse W_e [g], unterteilt nach altricialen (Rauten) und praecocialen Arten (Dreiecke) in doppelt logarithmischer Darstellung.

Fig. 13. Connection between relative time of plateau phase [% of the total time of embryogeny] and fresh egg mass W_e [g]. Altricial species (diamonds), praecocial species (triangles), double logarithmic axis.

Ob es signifikante Unterschiede bezüglich der relativen Dauer der Plateauphase [%] in Abhängigkeit von der Frischeimasse gibt, sollen folgende Gleichungen zeigen. Dabei sind altricialen (8) und praecociale Arten (9) getrennt aufgetragen:

$$(8) \text{ relative Dauer Plateau [\%]} = 5,92 \cdot W_e^{0,061} \quad (n = 37; r^2 = 0,04; p \leq 0,001)$$

$$(9) \text{ relative Dauer Plateau [\%]} = 5,53 \cdot W_e^{0,179} \quad (n = 34; r^2 = 0,30; p \leq 0,001)$$

Eine klare Massenabhängigkeit ist nicht zu beobachten. Altricialen Arten mit tendenziell kürzeren Bebrütungszeiten und geringerer Eimasse unterscheiden sich hier nicht von praecocialen Arten.

Gesamtenergiekosten der Embryogenese

Unterschiede fanden VLECK & VLECK (1987) und BUCHER (1983) auch in der Höhe des massenspezifischen Energieverbrauchs. Nach ihren Untersuchungen sind die Gesamtenergiekosten der Embryogenese bei altricialen Arten 30-50 % geringer als bei praecocialen Arten. Sie weisen außerdem auf die längere Bebrütungszeit der praecocialen Arten hin.

Für die Gesamtenergiekosten M_t [kJ] in Relation zur Frischeimasse W_e [g] stellten sie für altricialen (10) und praecociale (11) Arten zwei Gleichungen auf:

$$(10) \quad M_t = 1,995 \cdot W_e^{0,87} \quad (n = 7)$$

$$(11) \quad M_t = 2,570 \cdot W_e^{0,97} \quad (n = 18)$$

Getrennt für beide Entwicklungsmodi bedeutet dies für die Gesamtenergiekosten der Embryogenese (vgl. Daten DIETZ 2004, Band 2).

Folgende Gleichungen ergeben sich für altricialen (12) und praecociale (13) Arten:

$$(12) \quad M_t = 2,01 \cdot W_e^{0,957} \quad (n = 27; r^2 = 0,98; p \leq 0,001)$$

$$(13) \quad M_t = 3,79 \cdot W_e^{0,898} \quad (n = 28; r^2 = 0,95; p \leq 0,001)$$

Ein Vergleich der Exponenten der Gleichungen 12 und 13 zeigt, daß sich der Grad, mit dem sich die Gesamtenergiekosten mit der Frischeimasse ändert, recht ähnlich ist. Jedoch ist die Menge, die an Sauerstoff verbraucht wird, bei praecocialen Arten auf beinahe das Doppelte erhöht (Faktor: 1,88).

Der Regressionskoeffizient der Gleichung für die altricialen Arten (12) ist nur 6 % niedriger, als bei den praecocialen Arten. Beide liegen annähernd bei 1. Das bedeutet, daß die Gesamtenergiekosten der Embryogenese quasi linear mit der Eimasse ansteigen bzw. bei allen Vogelarten nahezu identisch ist (PRINZINGER 1990).

VLECK & VLECK (1987) finden bei den praecocialen Vogelarten ($n=18$) um 20 % höhere Gesamtenergiekosten der Embryogenese als bei den altricialen Vogelarten ($n=7$).

PRINZINGER (1990) erwähnt in diesem Zusammenhang, daß die Gesamtenergiekosten bei altricialen Arten geringfügig niedriger sind, weil ihre Bebrütungsdauer verkürzt

ist. Nach VLECK & VLECK (1987) schlüpfen altriciale Arten im Ablauf ihrer Embryogenese früher, was eine Erniedrigung der Gesamtenergiekosten zur Folge hat. STARCK (1989) konnte aber nachweisen, daß altriciale Arten beim Schlupf das praecociale Entwicklungsstadium bereits durchlaufen haben. Ihre Embryogenese ist also nur physikalisch-zeitlich verkürzt.

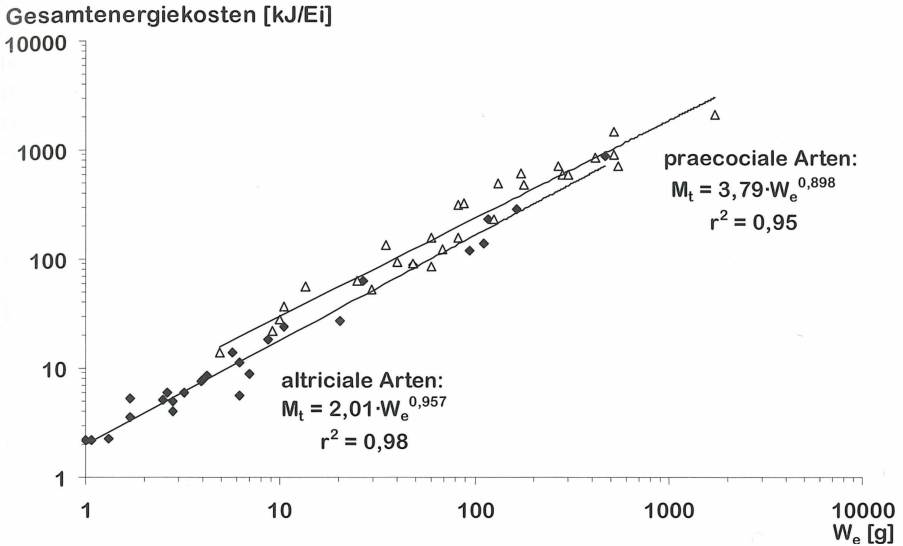


Abb. 14. Zusammenhang zwischen Gesamtenergiekosten [kJ/Ei] und Frischeimasse W_e [g] in doppelt logarithmischer Darstellung. Altriciale (Rauten) und praecociale (Dreiecke) Vogelarten sind getrennt dargestellt.

Fig. 14. Connection between total energy consumption [kJ/egg] and fresh egg mass W_e [g], double logarithmic axis, altricial bird species (diamonds), precocial bird species (triangles).

RAHN & AR (1974) deuten die Unterschiede in der Bebrütungsdauer zwischen altricialen und praecocialen Arten zwar an, können sie aber statistisch nicht absichern.

Nach HOYT (1987) sind bei praecocialen Arten schon zu Beginn der Embryogenese die Energiekosten zur Gewebeerhaltung erhöht.

In der vorliegenden Arbeit ergab der Vergleich der Gesamtenergiekosten (alle verwertbaren Daten, vgl. DIETZ 2004, Band 2), die ein Embryo bis zum Schlupf verbraucht ($n = 55$) einen Wert von $2,227 \pm 0,757 \text{ kJ} \cdot \text{g}^{-1}$. Dieser Wert stimmt mit dem von PRINZINGER (1990) gefundenen Daten von $1,969 \pm 0,794 \text{ kJ} \cdot \text{g}^{-1}$ und dem von RAHN & AR (1980) mit $2,087 \pm 0,398 \text{ kJ} \cdot \text{g}^{-1}$ relativ gut überein (mittlere Abweichung: 9 %).

Betrachtet man die Entwicklungsmodi getrennt, so ergibt sich für die altricialen Arten ein Spanne von $1,889 \pm 0,456 \text{ kJ}\cdot\text{g}^{-1}$ ($n = 27$) und für die praecocialen Arten beträgt der Gesamtenergieumsatz in der Embryogenese $2,552 \pm 0,849 \text{ kJ}\cdot\text{g}^{-1}$ ($n = 28$).

Die tendenziell geringen Unterschiede der Gesamtenergiekosten der Embryogenese zwischen praecocialen und altricialen Arten können darin begründet sein, daß praecociale Vogelarten bereits nach 80 % der Bebrütungszeit ihre Schlupfmasse erreicht haben (Grund für ein ausgeprägtes Plateau). Bei altricialen Vogelarten hingegen steigt die Masse eher kontinuierlich bis zum Schlupf an (VLECK et al. 1980a). Die Folge davon ist, daß praecociale Arten viel früher bereits mehr Energie zur Gewebeerhaltung aufwenden müssen und so die Gesamtenergiekosten (bei gleicher Masse und Bebrütungsdauer) höher sind (HOYT 1987). Außerdem ist aufgrund des zunächst schnelleren und dann stagnierenden Wachstums (ausgeprägte Plateauphase) des Embryos der maximale Sauerstoffverbrauch schon in der pre-IP-Phase erreicht. Bei altricialen Arten steigt sie noch weiter an. Deshalb ist der pre-IP Sauerstoffverbrauch bei praecocialen Arten (bei gleicher Masse und Bebrütungsdauer) höher als bei altricialen Arten (HOYT 1987). Die tendenziell längeren Bebrütungszeiten bedingen, daß schon bestehendes Gewebe über einen längeren Zeitraum erhalten werden muß. Der Betriebsstoffwechsel steigt; die Gesamtenergiekosten nehmen zu.

4. Zusammenfassung

Bei 71 Vogelarten (eig. Unters. 34 Arten; Literaturdatenanalyse 37 Arten) konnte nachgewiesen werden, daß beide Entwicklungsmodi (praecociale=Nestflüchter, altriciale=Nesthocker) einen identischen Stoffwechselverlauf zeigen. Beide zeigen eine Plateauphase unabhängig von Eimasse und Bebrütungszeit.

Beim Vergleich von Stoffwechselkurve und dazu berechneter Exponentialregression konnte deutlich gezeigt werden, daß der exponentielle Anstieg nur im Bereich des Plateaus unterbrochen ist und danach im gleichen Algorithmus weiter ansteigt. Die exponentielle Wachstumskurve ist nur um die Zeitdauer des Plateaus zeitlich nach hinten verschoben. Der Verlauf des Stoffwechsels in der Plateauphase kann allerdings unterschiedlich gestaltet sein: er kann während dessen sowohl sinken als auch steigen. Bezüglich der Höhe und der Dauer der Plateauphase unterscheiden sich die Entwicklungsmodi deutlich. Der Energieumsatz in der Plateauphase ist bei altricialen Arten ca. 30 % niedriger und das Plateau tendenziell kürzer.

Die Gesamtenergiekosten der Embryogenese betragen $2,227 \pm 0,757 \text{ kJ}\cdot\text{g}^{-1}$ ($n = 55$) und unterscheiden sich nur geringfügig innerhalb der Ordnungen der Vögel (unabhängig von Entwicklungsmodus, Eimasse und Bebrütungsdauer). Eine Ursache des tendenziell geringeren Energieumsatzes bei altricialen Arten ist in kürzeren Bebrütungszeiten zu suchen, in der alle Phasen der Embryonalentwicklung komprimiert ablaufen.

5. Literatur

- ACKERMAN, R. A., G. C. WHITTOW, C. V. PAGANELLI & T. N. PETTIT (1980): Oxygen consumption, gas exchange, and growth of embryonic Wedge-tailed Shearwaters (*Puffinus pacificus chlororhynchus*). - *Physiol. Zool.* 53: 210-221. - ANCEL, A. & A. H. J. VISSCHEDIJK (1993): Respiratory exchanges in the incubated egg of the domestic Guinea Fowl. - *Respir. Physiol.* 91: 31-32.
- BARTHOLOMEW, G. A. & D. L. GOLDSTEIN (1984): The energetics of development in a very large altricial bird, the Brown Pelican. In: R. S. Seymour (ed.), *Respiration and metabolism of embryonic vertebrates. Perspectives in vertebrate science*, Vol. 3. Dr W. Junk Publ., Dordrecht: 347-357. - BERGER, A. (1994): Untersuchungen zur Embryogenese diurnaler und circadianer Rhythmen des Stoffwechsels der Haustaube *Columba livia*. Dipl. Arb. im FB Biol. der Johann Wolfgang Goethe - Universität, Frankfurt am Main. - BERGER, B., S. BÜCHELE, M. FÖGER & R. DALLINGER (1993a): Untersuchungen zum embryonalen Stoffwechsel altricialer Vogelarten. - *Verh. Dt. Zool. Ges.* 86: 80. - BERGER, B., M. FÖGER, S. BÜCHELE & R. DALLINGER (1993b): Embryonic metabolism in altricial birds: *Tyto alba* (Strigiformes) and *Dendrocopos major* (Piciformes). - *Abstr. Intern. Joint Meet. Soc. Exper. Biol.*: 50. - BERGER, B., M. FÖGER, S. BÜCHELE & R. DALLINGER (1994): Der embryonale Sauerstoffverbrauch des Buntspechts (*Dendrocopos major*): Einfluß von Entwicklungsmodus und Bebrütungszeit. - *J. Ornithol.* 135: 101-105. - BEZZEL, E. & R. PRINZINGER (1990): *Ornithologie*. Ulmer, Stuttgart.
- BIRCHARD, G. F. & D. L. KILGORE (1980): Ontogeny of oxygen consumption by embryos of two species of swallows (Hirundinidae). *Condor* 82: 402-405. - BROWN, C. R. (1988): Egg temperature and embryonic metabolism of a- and b-eggs of Macaroni and Rockhopper Penguins. *S. Afr. Tydskr. Dierk.* 23: 166-172. - BROWN, C. R. & N. J. ADAMS (1988): Egg temperature, embryonic metabolism, and water loss from the eggs of subantarctic Procellariiformes. *Physiol. Zool.* 61(2): 126-136. - BUCHER, T. L. (1983): Parrot eggs, embryos, and nestlings: patterns and energetics of growth and development. *Physiol. Zool.* 56(3): 465-483. - BUCHER, T. L., G. A. BARTHOLOMEW, W. Z. TRIEVELPIECE & N. J. VOLKMAN (1986): Metabolism, growth, and activity in Adeline and Emperor Penguin embryos. *Auk* 103: 485-493.
- CAREY, C., H. RAHN & P. PARISI (1980): Calories, water, lipid and yolk in avian eggs. *Condor* 82: 335-343.
- DIETZ, V. (2004): Die Embryogenese des Gasstoffwechsels bei Vögeln – ein analytisch-synthetischer Vergleich verschiedener Entwicklungstypen. Dissertation im FB Biologie und Informatik der Johann Wolfgang Goethe - Universität, Frankfurt am Main. 2 Bde.
- GÖTH, A. (2002): Behaviour of Australian Brush-turkey (*Alectura lathami*, Galliformes: Megapodiidae) chicks following underground hatching. *J. Ornithol.* 143(4): 477-488. - GRANT, G. S. (1982): Avian incubation: Egg temperature, nest humidity and behavioural thermoregulation in a hot environment. - *Ornithol. Monogr.* 30: 1-75.
- HAMILTON, K. L. (1985): Metabolism of Barn owl eggs. *Am. Mid. Nat.* 114: 209-215.
- HINNINGER, C. (1990): Embryogenese des Stoffwechsels bei der semialtricialen Taube (*Columba domestica*). Dipl. Arb. im FB Biol. der Johann Wolfgang Goethe - Universität, Frankfurt am Main. - HOYT, D. F. (1987): A new model of avian embryonic metabolism. *J. Exp. Zool. Suppl.* 1: 127-138. - HOYT, D. F., R. G. BOARD, H. RAHN & C. V. PAGANELLI (1979): The eggs of the Anatidae: Conductance, pore structure, and metabolism. *Physiol. Zool.* 52: 438-450. - HOYT, D. F., D. VLECK & C. M. VLECK (1978a): Metabolism of avian embryos: Ontogeny and temperature effects in the ostrich. *Condor* 80: 265-271. - HOYT, D. F., D. VLECK & C. M. VLECK

(1978b): Metabolism of avian embryos: Comparative ontogeny. In: J. PIPER (ed.), Respiratory function in birds, adult and embryonic. Springer, Berlin: 237-238.

KLUDIG, U. (1991): Bebrütungstemperatur und Embryonalstoffwechsel der Moschusente (*Cairina moschata*). Dipl. Arb. im FB Biol. der Johann Wolfgang Goethe - Universität, Frankfurt am Main.

LASIEWSKY, R. C. & W. R. DAWSON (1967): A re-examination of the relation between standard metabolic rate and body weight in birds. *Condor* 69: 13-23.

O'CONNOR, R. J. (1984): The growth and development of birds. Wiley & Sons, New York. –

OP DE HIPT, E. & R. PRINZINGER (1992): Embryogenese des Energiestoffwechsels bei der Amsel *Turdus merula*. *J. Ornithol.* 133: 82-86.

PEARSON, J. (1999): Energetics of embryonic development in the cockatiel (*Nymphicus hollandicus*) and the king quail (*Coturnix chinensis*). *Austr. J. Zool.* 47: 565-577. –

PETTIT, T. N., G. S. GRANT, G. C. WHITTOW, H. RAHN & C. V. PAGANELLI (1982): Embryonic oxygen consumption and growth of Laysan and Black-footed Albatross. *Amer. J. Physiol.* 242: 121-128. –

PETTIT, T. N. & G. C. WHITTOW (1983): Embryonic respiration and growth in two species of Noddy Terns. *Physiol. Zool.* 56: 455-464. –

PRINZINGER, R. (1990): Die Lebensstadien und ihre physiologische Zeit bei Vögeln - eine allometrische Betrachtung. *J. Ornithol.* 131: 47-61.

– PRINZINGER, R., M. BIRICIK, V. DIETZ & E. SCHLEUCHER (1997a): Embryological development of oxygen consumption and egg parameters in the semi-altricial Australian Diamond Dove, *Geopelia cuneata*. *Austr. J. Zool.* 45: 331-335. –

PRINZINGER, R. & V. DIETZ (1995): Qualitative course of oxygen consumption in altricial and precocial birds. *Respir. Physiol.* 100: 289-294. –

PRINZINGER, R. & V. DIETZ (2002): Pre- and postnatal energetics of the North Island brown kiwi (*Apteryx mantelli*). *Comp. Biochem. Physiol.* A131: 725-732. –

PRINZINGER, R., V. DIETZ & B. NAGEL (1997b): Respiratory quotient and embryological development of metabolic heat production in the rhea (*Rhea americana*). *J. therm. Biol.* 22: 223-226. –

PRINZINGER, R., M. SCHMIDT & V. DIETZ (1995): Embryogeny of oxygen consumption in 13 altricial and precocial birds. *Respir. Physiol.* 100: 283-287.

RAHN, H. & A. AR (1974): The avian egg: incubation and water loss. *Condor* 76: 147-152. –

RAHN, H. & A. AR (1980): Gas exchange of the avian egg: time, structure and function. *Am. Zool.* 20: 477-484. –

RAHN, H., A. AR & C. V. PAGANELLI (1979): How bird eggs breathe. *Sci. Am.* 240: 46-55. –

RAHN, H. & C. E. HUNTINGTON (1988): Eggs of Leach's Storm Petrel: O₂-uptake, water loss, and microclimate of the nest. *Comp. Biochem. Physiol.* A91: 519-521. –

RAHN, H. & C. V. PAGANELLI (1990): Gas fluxes in avian eggs: driving forces and the pathway for exchange. *Comp. Biochem. Physiol.* A95: 1-15. –

RAHN, H., C. V. PAGANELLI & A. AR (1974): The avian egg: Air-cell gas tension, metabolism and incubation time. *Respir. Physiol.* 22: 297-309. –

RICKLEFS, R. E. (1974): Energetics of reproduction in birds. In: R. A. Paynter Jr. (ed.), Avian energetics. *Nuttall Ornithol. Club* 15. Cambridge: 152-297.

SCHMIDT, K. M. (1990): Die Embryogenese des Stoffwechsels bei Kohl- und Blaumeise (*Parus major L.* und *Parus caeruleus L.*). Dipl. Arb. im FB Biol. der Johann Wolfgang Goethe - Universität, Frankfurt am Main. –

SEYMOUR, R. S. (1992): Der natürliche Brutschrank des Buschhuhns. *Spektr. d. Wiss.* 2: 60-67. –

STARCK, J. M. (1989): Zeitmuster der Ontogenesen bei nestflüchtenden und nesthockenden Vögeln. *Cour. Forsch. Inst. Senckenberg* 114, Frankfurt am Main.

VLECK, C. M. & D. F. HOYT (1991): Metabolism and energetics in reptilian and avian embryos. In: D. C. Deeming & W. H. J. Ferguson (eds.), Egg incubation: Its effects on embryonic development in birds and reptiles. Cambridge University Press, Cambridge: 285-306. –

VLECK, C. M., D. F. HOYT & D. VLECK (1979): Metabolism of avian embryos: Patterns in altricial and precocial birds. *Physiol. Zool.* 52: 363 377. – VLECK, C. M. & G. J. KENAGY (1980): Embryonic metabolism of the Fork-tailed Storm Petrel: Physiological patterns during prolonged and interrupted incubation. *Physiol. Zool.* 53: 32 42. – VLECK, C. M. & D. VLECK (1987): Metabolism and energetics of avian embryos. *J. Exp. Zool. Suppl.* 1: 111 125. – VLECK, C. M. & D. VLECK (1996): Embryonic energetics. In: C. Carey (ed.), *Avian Energetics and Nutritional Ecology*. Chapman & Hall, New York: 417 460. – VLECK, C. M., D. VLECK & D. F. HOYT (1980a): Patterns of metabolism and growth in avian embryos. *Amer. Zool.* 20: 405 416. – VLECK, D., C. M. VLECK & D. F. HOYT (1980b): Metabolism of avian embryos: Ontogeny of oxygen consumption in the Rhea and Emu. *Physiol. Zool.* 53: 125 135. – VLECK, D., C. M. VLECK & R. S. SEYMOUR (1984): Energetics of embryonic development in the megapode birds, Mallee Fowl *Leipoa ocellata* and Brush Turkey *Alectura lathamii*. *Physiol. Zool.* 57: 444 456.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Ökologie der Vögel. Verhalten Konstitution Umwelt](#)

Jahr/Year: 2013/2014 (2017)

Band/Volume: [35-36](#)

Autor(en)/Author(s): Dietz Volker

Artikel/Article: [Die Embryogenese des Gasstoffwechsels bei Vögeln - ein analytisch-synthetischer Vergleich verschiedener Entwicklungstypen 137-161](#)