DIE VOGELWARTE

Band 34 Heft 3 Juni 1988

Die Vogelwarte 34, 1988: 149-163

Aus dem AK "Stoffwechselphysiologie" des Zoologischen Instituts der Universität Frankfurt/Main

Ontogenese des Körpergefieders, der Körpermasse und der Körpertemperatur bei der Mehlschwalbe (*Delichon urbica*)

Von Klaus Siedle und Roland Prinzinger

1. Einleitung und Fragestellung

Mehlschwalben sind auf der nördlichen Hemisphäre der Alten Welt weit verbreitet. Sie besiedeln erfolgreich fast ganz Europa von Nord-Skandinavien bis zum Mittelmeergebiet. Ihre vertikale Verbreitung reicht von Meereshöhe bis ca. 2450 m Höhe in den Alpen, 2600 m Höhe in Spanien und 4600 m Höhe in Tibet (Zusammenfassung z. B. bei MENZEL 1984 und HUND & PRINZINGER 1985).

Da Mehlschwalben immer häufiger Bedingungen mit nur schlechten Möglichkeiten zum Nestbau vorfinden, hilft man ihnen u.a. mit Kunstnestern, die gerne angenommen werden. Die Nisthilfen sind so gebaut, daß es relativ einfach ist, die Brut zu kontrollieren. Dies ist ein Grund, weshalb die Mehlschwalbe für verschiedenste Freilandfragestellungen besonders geeignet ist.

Von besonderem ökologischen Interesse ist u.a., daß die Nahrung der Mehlschwalbe zum überwiegenden Teil aus Luftplankton (in der Luft treibenden Insekten) besteht. Solche Nahrungsspezialisten (Fluginsektenjäger) sind in der Vogelwelt nicht häufig. Während Schlechtwetterperioden mit niedrigen Temperaturen und/oder Regen, wie sie bei uns während der Brutzeit immer wieder vorkommen, fällt diese Nahrung für eine mehr oder weniger lange Zeit (z.T. 1–2 Wochen) fast vollständig aus. Es stellt sich daraus die Frage, welche Anpassungen es an diese gefährlichen Situationen bei der Mehlschwalbe gibt. In diesem Zusammenhang ist u.a. eine eingehende Kenntnis der Jugendentwicklung dieser Schwalbe von besonderer Bedeutung. Sie erlaubt nämlich Hinweise darauf, inwieweit diese Art bereits in ihrer Ontogenese spezielle Anpassungen und/oder Strategien entwickelt hat, die sie von anderen Sperlingsvögeln unterscheidet. Dies soll in der folgenden Untersuchung geklärt werden. Entsprechend eingehende Untersuchungen lagen bisher noch nicht vor.

2. Material und Methoden

Von K. Hund und R. Prinzinger wurden in Süddeutschland in den Kreisen Sigmaringen und Ravensburg seit 1971 intensiv brutbiologische Fragestellungen an Mehlschwalben untersucht (Hund & Prinzinger 1978, 1979, 1985, 1986). Zu diesem Zweck haben sie ca. 1500 Kunstnester aufgehängt, die erfolgreich besetzt wurden. In dieser Population wurde in den Jahren 1984 und 1985 die Untersuchung durchgeführt.

2.1. Untersuchungspopulation und Untersuchungsgebiet

Alle Untersuchungen wurden an Kunstnestpopulationen durchgeführt. Die Kunstnester (der Firma Schwegler) sind an einem Winkelbrett so befestigt, daß man sie einfach herausziehen und ihren Inhalt kontrollieren kann.

Das Untersuchungsgebiet liegt zwischen 580 und 660 m über NN, ca. 30 km nördlich des Bodensees. Seine Gesamtfläche beträgt etwa 200 km². Die Landschaft ist ausgesprochen ländlich, nur zwei Ortschaften (Wilhelmsdorf und Ostrach) haben ca. 2000 Einwohner, alle anderen Orte wesentlich weniger. Insgesamt sind es ca. 40 Dörfer, in denen Kunstnester angebracht wurden. Nähere Erläuterungen siehe Hund (1976), Hund & Prinzinger (1978, 1979 und 1985).

2.2. Beringung und Kontrollen

Die Vögel wurden im Nest gefangen, Alter, Geschlecht sowie eventuell die Ringnummer notiert und unbekannte Tiere beringt. Brutbiologische Daten wurden auf normierten Nestkarten der Vogelwarte Radolfzell protokolliert. Weitere Daten wie Körpergewicht, Körpertemperatur etc. wurden auf eigens dafür entworfenen Karteikarten erfaßt.

Gegen Ende der Brutzeit wurde der Fang von Altvögeln und flüggen Jungvögeln nachts durchgeführt. Zu diesem Zweck wurden die Einflugöffnungen der Kunstnester nach Einbruch der Dunkelheit (ca. 22–24 Uhr) mit Flaschenkorken verstopft. Am nächsten Morgen (ab ca. 6 Uhr) wurde damit begonnen, die gefangenen Vögel aus dem Nest zu holen, sie zu beringen und deren Daten zu protokollieren.

1984 wurden auf diese Weise 320 und 1985 379 Bruten in 37 Ortschaften mehrfach (bis zu 15mal) kontrolliert.

2.3. Altersmerkmale der Jungvögel

Durch regelmäßige, kontinuierliche Kontrolle (alle 2–3 Tage) von Bruten in Guggenhausen, RV (ca. 20 belegte Nester mit je 4–5 Jungvögeln) vom Legebeginn an, wurden ergänzend genaue Altersmerkmale der Jungvögel bestimmt. Dazu wurden die Vögel mit Feder- bzw. Briefwaagen gewogen, die Gefiederentwicklung fotografisch dokumentiert sowie Flügellänge und Schwanzlänge gemessen. Die Flügellänge wurde mittels eines Flügelmaßes mit Anschlag als maximale Länge bestimmt; die Schwanzlängenmessung erfolgte dorsal nach Freilegung der Schwanzbasis, und zwar vom Austritt des zentralen Steuerfederpaares bis zur längsten Schwanzfeder (nach Berthold, Bezzel & Thielcke 1980). Diese Ergebnisse bildeten u. a. die Grundlage dafür, das Alter von Jungvögeln mit ungenauem Schlüpftermin später möglichst genau festlegen zu können.

Als Alter gilt immer der Lebenstag, d.h. 1 d (d \triangleq Tage) ist die Altersangabe eines Jungvogels am Schlüpftag.

2.4. Ontogenese der Körpermasse und Körpertemperatur

Bei den Nestkontrollen (zwischen ca. 6 und 21 Uhr) wurden Körpermasse und Körpertemperatur der Jungvögel ermittelt. Hierzu wurde das Einflugloch mit einem Korken verstopft, das Nest ausgehängt und mit einem postkartengroßen Karton zugedeckt. Das Nest wurde so mit zum Auto genommen, wo die Messungen erfolgten. Danach wurde es wieder an seinen Platz zurückgehängt.

Die Bestimmung der Körpermasse bis 10 g wurde mit einer Federwaage (MAEY 0.1N/10p) durchgeführt. Für schwerere Vögel wurde eine Briefwaage (Maul, Scala) benützt. Zu diesem Zweck wurden die Vögel in konisch zulaufende Pappröhrchen gesteckt, so daß sie beim Wiegen nicht zappeln konnten.

Die Körpertemperatur wurde mit einem kalibrierten, elektronischen NiCr-Ni-Thermometer (Technotherm 9300) vorgenommen. Die Meßdauer betrug jeweils 10 Sekunden. Dazu wurde ein selbstgebauter elektronischer Timer zwischen Spannungsversorgung und Meßfühler geschaltet. Die Bestimmung erfolgte kloakal in einer Meßtiefe von ca. 0,5 cm bei frisch geschlüpften Mehlschwalben und bis ca. 1,5 cm bei älteren Jungtieren und Erwachsenen.

Daten wie Umgebungstemperatur, Uhrzeit, Datum, Anzahl der Jungvögel, Witterung etc. wurden zusätzlich protokolliert.

2.5. Altvögel

Bei den Nestkontrollen wurden auch viele Altvögel z.T. mehrfach gefangen. Bei ihnen wurde analog zu 2.4. verfahren. Während der Brutzeit können ♂ und ♀ mit Hilfe des nur bei den ♀ deutlich ausgeprägten Brutflecks leicht unterschieden werden (vgl. z.B. Svensson 1975). Das ermöglichte die Bestimmung geschlechtsspezifischer Unterschiede der vorliegenden Daten. Von den Altvögeln wurde zusätzlich die Länge der Flügel und Schwanzfedern gemessen.

2.6. Datenauswertung

Die Datenauswertung des umfangreichen Materials einschließlich der Ermittlung der bestangepaßten Wachstumskurven wurde mit einem Kleincomputer (ITT 3030) durchgeführt.

Ein Test zeigte, daß die logistische Kurve als Anpassungskurve für die Wachstumsparameter die beste Übereinstimmung mit den Meßwerten liefert. Ihre Formel (RICKLEFS 1967b, O'CONNOR 1984) lautet:

$$W(t) = \frac{A}{1 + e^{-k(t-to)}}$$

wobei gilt:

W (t) = Absoluter Wert des gemessenen Parameters (z. B. Gewicht)

A = Asymptomatischer Wert des gemessenen Parameters

k = Wachstumskonstante

t = Zeit, zu der man den Wert von W ermittelt

to = Konstante

Weitere methodische Einzelheiten siehe unter "Ergebnisse"!

2.7. Danksagung

Der Dank der Autoren gilt Herrn D. Siedle für die Bereitstellung eines Personalcomputers zur Datenauswertung, ferner Frau P. PFENDER und Herrn O. RICHTER für ihre Hilfen bei den Kontrollen. Die Untersuchung wurde durch die DFG gefördert (Pr 202/1-1, 1-2, 2-1 und 2-2).

3. Ergebnisse

3.1. Altersmerkmale der Jungvögel

Bei 597 Jungvögeln wurden mindestens einmal (bis zehnmal) während der Ontogenese die Länge von Schwanz und Flügeln vermessen. Dies diente vor allem auch der späteren Altersbestimmung von Jungen mit unbekanntem genauem Schlüpftermin. Als Vergleichswerte dienten exakte Daten aus Erstbruten (21 Nester), die im Abstand von zwei Tagen kontinuierlich kontrolliert wurden und von Jungvögeln mit genau bekanntem Schlüpftag stammten.

3.1.1. Entwicklung von Flügel und Schwanz

Im Alter von 8–9 Tagen beginnen die Federn sowohl vom Flügel als auch vom Schwanz zu wachsen. Im Alter von zehn Tagen beträgt die Flügellänge schon $30,5\pm2,7$ mm (n = 24), erreicht bei flüggen Vögeln (Alter 29 Tage) $108\pm2,6$ mm (n = 34) und steigt dann langsam auf $113\pm2,7$ mm (n = 45, für erwachsene Jungvögel, Abb. 1). Vom 15. bis 25. Lebenstag (das entspricht in etwa der linearen Phase des Wachstums) nimmt die Flügellänge durchschnittlich um 4,5 mm/Tag zu.

Die Schwanzlänge beträgt im Alter von zehn Tagen 3.0 ± 1.2 mm (n = 24) und steigt auf 50.7 ± 1.8 mm (n = 34, für flügge Jungvögel, Alter 29 Tage). Ab dem 34. Lebenstag erreicht sie den Wert von 55 ± 1.6 mm (n = 45, für ausgewachsene Jungvögel, Abb. 1). Vom 15. bis 25. Lebenstag (das entspricht auch hier in etwa dem linearen Wachstum) nimmt die Schwanzlänge durchschnittlich um 3.1 mm/Tag zu.

Als Wachstumskonstanten wurden k=0,21 für die Flügellänge und k=0,28 für die Schwanzlänge ermittelt. Die genauen Wachstumsgleichungen sind in Abb. 1 eingetragen.

3.1.2. Entwicklung der Körpergefieders

Der Verlauf der Gefiederentwicklung ist von entscheidender Bedeutung für die Entwicklung der Endothermie. Deshalb wird hier die nach Fotos ermittelte Ontogenese der Körperbedeckung durch das Gefieder angegeben. Diese Daten wurden – kombiniert mit den Werten von Flügel- und Schwanzlänge – zur Altersbestimmung herangezogen.

- 1 + 2 d: Nur mit Schlüpfdaunen, praktisch keine Körperbedeckung.
- 3 d: An einigen Stellen des Hinterrückens, der Flügel und des Schwanzes beginnen Federpapillen als kleine dunkle Flecken unter der Haut sichtbar zu werden.

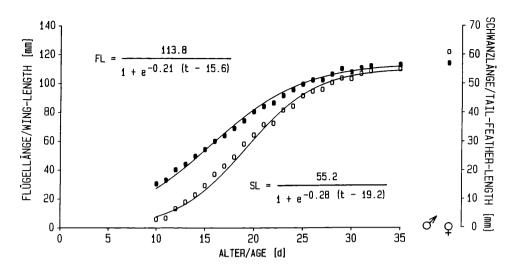


Abb. 1: Entwicklung von Flügellänge (●) und Schwanzlänge (○) junger Mehlschwalben. Dargestellt sind jeweils die Mittelwerte. Die mittlere Standardabweichung beträgt für die Flügellänge nur ca. 3,0 mm und für die Schwanzlänge nur ca. 2,2 mm. Bei der gewählten Darstellungsform wären diese nicht mehr erkennbar und wurden daher nicht eingezeichnet.

Fig. 1: Ontogeny of wing length and outertail-feathers in young House Martins. The symbols represent mean values. The standard deviation for wing length is only ca. 3.0 mm and ca. 2.2 mm for outertail-feathers, respectively. These values are too low to be drawn perceptible on the graph.

- 4 d: Die Flanken deuten sich an, die dunklen Punkte der Federpapillen auf den Flügeln sind zu dunklen Feldern verschmolzen. Auf dem Oberkopf, dem Nacken und dem gesamten Rücken beginnen sie als dunkle Punkte unter der Haut sichtbar zu werden.
- 5 d: Beiderseits der Flankenfelder erscheinen dunkle Federpapillen als Punkt unter der Haut. Im Rückenbereich treten die Federpapillen als deutliche Streifen in Erscheinung. Erste Borsten erscheinen im Flügel- und Schwanzbereich.
- 6 d: Die hellen Federn der Flankenfelder beginnen sich unter der Haut als Streifen abzuzeichnen. An den Beinen sind die Federpapillen als dunkle Streifen vorhanden, im Brust-Kropfbereich beginnen sie sich als Punkte anzudeuten. Im Vorderrücken-, Hinterrücken-, Bürzel- und Oberschwanzdeckenbereich zeichnen sich die Federpapillen als durchgehende Felder ab, im Hinterrückenbereich beginnen die ersten Federchen durch die Haut zu stoßen.
- 7 d: Im Flankenbereich beginnen die Federn zu erscheinen, ebenso an den Beinen und im Rücken- und Flügelbereich. Körperbedeckung weniger als 5%.
- 8 d: Im Kropfbereich beginnen sich die Federpapillen als schwarze Punkte anzudeuten, im restlichen Ventralbereich beginnen die Federn zu erscheinen. Im Rücken- und Flügelbereich sowie am Schwanz erscheinen die ersten Federkiele, der ganze Oberkopf ist durch die Federpapillen dunkel. Körperbedeckung ca. 5%.
- 9 d: Im Brustbereich beginnen die Federn zu erscheinen. Körperbedeckung ca. 10%.
- 12 d: Im Kropf- bis Kehlbereich brechen die Federn durch, die weißen Flanken sind deutlich zu sehen. Im Rücken- und Flügelbereich sind die Federkiele deutlich vorhanden, im Flügelbereich erscheinen die Schwungfedern aus den Kielen. Körperbedeckung ca. 60%.
- 13 d: Die Dorsal- und Ventralbedeckung hat deutlich zugenommen, die Schwungfedern sind bis zu 5 mm aus den Kielen herausgelöst. Körperbedeckung ca. 70%.
- 15 d: Die Ventralseite ist mit Flaum und Federn fast durchgehend bedeckt. Überall hat der Vogel noch recht viel Flaumfedern, im Gegensatz zu 14 d schillert nun das Rückengefieder. Die Schwanz- und Schwingenfedern reichen jetzt zwischen 5 und 10 mm aus ihren Kielen hervor. Körperbedeckung 90-95%.

- 16 + 17 d: Ähnlich 15 d, jedoch geht der Flaumanteil zurück und die Federn wachsen weiter aus ihren Kielen hervor. Körperbedeckung nahe 100%.
- 18 20 d: Die letzten Flaumfedern verschwinden bis auf wenige Reste, es ist praktisch ein durchgehendes Federkleid vorhanden, ab diesem Alter verändert sich im wesentlichen nur noch die Federlänge.

3.1.3. Entwicklung der Körpermasse

Junge Mehlschwalben haben eine Schlüpfmasse von 0.95-1.55 g (siehe Hund & Prinzinger 1979) und erreichen am ersten Tag eine durchschnittliche Masse von 1.54 ± 0.24 g (n = 111). Sie steigt in den nächsten Tagen steil an und am 11. Lebenstag wird die Körpermasse von Adulten (Masse während der Brutzeit: 18.8 ± 1.3 g, n = 209) mit 19.6 ± 2.3 g (n = 128) bereits übertroffen.

Der Anstieg der Körpermasse flacht bei älteren Jungtieren dann wieder etwas ab und am 19. Lebenstag ist das durchschnittliche Maximum mit 23.8 ± 1.7 g (n = 120) erreicht. Dies liegt rund 27% über dem Wert für Altvögel. Extrem hohe Werte für junge Mehlschwalben liegen in diesem Alter bei 28,8 g (siehe Abb. 2). Anschließend nimmt die Körpermasse wieder langsam ab, um an dem Tag, an dem die meisten Mehlschwalben zum erstenmal ausfliegen, dem 29. Lebenstag, mit 19.0 ± 1.7 g (n = 27) wieder in etwa den Adultwert zu erreichen. Mit 32-34 Lebenstagen wird das

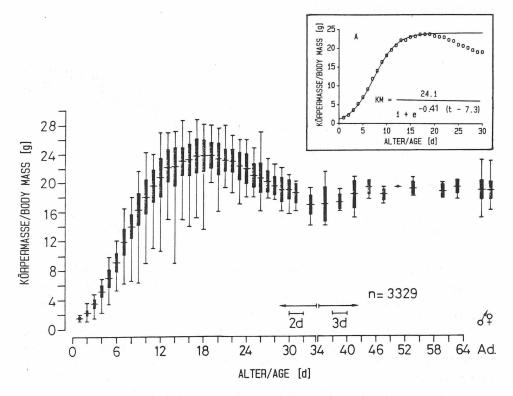


Abb. 2: Ontogenese der Körpermasse junger Mehlschwalben. Im Vergleich die Werte erwachsener Vögel während der Brutzeit rechts daneben nach Geschlechtern getrennt. Dargestellt sind Mittelwerte, Standardabweichung und Extremwerte.

Fig. 2: Ontogeny of body mass in young House Martins. For comparison the body mass of adult birds during breeding season is given on the right part of the figure. Mean values, standard deviation and extreme values are plotted.

Die Vogelwarte

Minimum mit 16.8 ± 1.4 g (n = 28) erreicht, das auch für die nächsten drei Lebenstage mit 16.9 ± 2.4 g (n = 20) noch erhalten bleibt. Anschließend steigt die Körpermasse wieder und erreicht etwa ab dem 44. Lebenstag wieder den Adultwert. Die hierauf folgenden Schwankungen (vgl. Abb. 2) sind auf kleine Stichproben zurückzuführen und damit vermutlich zufällig.

Die Adultwerte während der Brutzeit liegen für \circ bei 18,9 \pm 1,4 g (n = 104) und für \circ bei 18,7 \pm 1,2 g (n = 105), zusammengefaßt bei 18,8 \pm 1,3 g (n = 209).

Die Wachstumskonstante ist k = 0.41, die genaue Wachstumsgleichung siehe Abb. 2A.

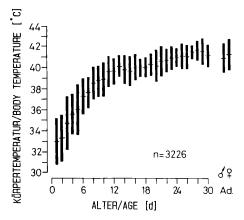
3.2. Körpertemperatur

3.2.1. Ontogenese der Körpertemperatur im Freiland

An 597 verschieden alten Jungvögeln (insgesamt 3226 Messungen) wurde im Freiland zwischen 6–21 Uhr die Körpertemperatur (KT) gemessen. Am ersten Lebenstag haben die Jungvögel eine KT von $33.0\pm2.2\,^{\circ}$ C (n = 111), die bis zum achten Lebenstag steil auf $38.6\pm1.5\,^{\circ}$ C (n = 145) ansteigt, das entspricht einer Zunahme von durchschnittlich $0.8\,^{\circ}$ C/Tag. Anschließend wird der Anstieg flacher. Die Tageswerte adulter Vögel von $40.9\pm1.4\,^{\circ}$ C (n = 104) bei \circlearrowleft und $41.2\pm1.4\,^{\circ}$ C (n = 105) bei den \circlearrowleft werden etwa ab dem 23. Lebenstag erreicht, danach schwanken die Mittelwerte im Bereich von $40.9\,^{\circ}$ bis $41.6\,^{\circ}$ C (siehe Abb. 3).

Abb. 3: Ontogenese einer stabilen Körpertemperatur von Jungvögeln der Mehlschwalbe (Freilanduntersuchung). Im Vergleich die Werte der Altvögel rechts daneben nach Geschlechtern getrennt. Dargestellt sind die Mittelwerte und die Standardabweichung.

Fig. 3: Ontogeny of body temperature in young House Martins. For comparison values of adult birds are given on the right side of the graph. Mean values and standard deviation are plotted.



3.2.2. Abhängigkeit der Körpertemperatur von Jungvögeln von der Umgebungstemperatur

Alle Vögel, deren Meßwerte in die Korrelation zwischen KT und Umgebungstemperatur eingegangen sind, haben sich im Nest aufgehalten. Trotzdem zeigen sich sehr deutliche Abhängigkeiten von der Umgebungstemperatur (\triangleq Lufttemperatur), Abb. 4.

Für Jungvögel unterschiedlichen Alters ergibt sich mit zunehmendem Alter eine immer geringere Absenkung der KT mit fallender Umgebungstemperatur. Mit Ausnahme der Altersstufe 27.-30. Lebenstag, bei der es keine signifikante Korrelation zwischen KT und Umgebungstemperatur gibt, sind bei allen anderen Altersstufen, einschließlich der Altvögel die Korrelationen zwischen KT und Umgebungstemperatur auf höchstem Niveau (p < 0,001) signifikant. Die Altersstufe 27.-30. Lebenstag ist somit ideal homoiotherm (Abb. 4).

3.2.3. Abhängigkeit der Körpertemperatur von der Körpermasse bei adulten Mehlschwalben In einer kalten Herbstnacht (26./27. 9. 84), nach fünf Tagen Regenwetter, wurde in den Orten Guggenhausen und Fleischwangen bei fünfzig adulten Mehlschwalben die KT und die Körpermasse

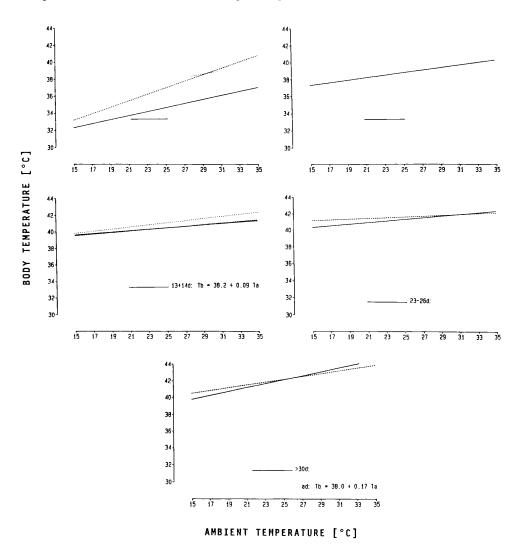


Abb. 4: Abhängigkeit der Körpertemperatur von der Umgebungstemperatur bei Jungvögeln unterschiedlicher Altersklassen und bei Altvögeln. Dargestellt sind die Regressionsgeraden der Körpertemperatur (Tb) in Abhängigkeit von der Umgebungstemperatur (Ta). Die Gleichungen der Regressionsgeraden stehen bei den einzelnen Teilabbildungen. Für den Lebenstag steht "d" Mit Ausnahme der Abhängigkeit für den 27. bis 30. Lebenstag, deren Korrelation nicht signifikant ist, sind alle anderen Korrelationen auf höchstem Niveau (p < 0,001) signifikant.

Fig. 4: The relation between body temperature and ambient temperature in young House Martins of different age classes and in adult birds including regression lines between body temperature (Tb) and ambient temperature (Ta). "d" is the age of the young birds in days. With the exception of the correlation for 27–30 d period all regressions are highly significant (p < 0.001).

ermittelt. Damit sollte untersucht werden, wie die Vögel in der Natur auf längere Unterbrechungen der Nahrungszufuhr reagieren.

Im Anschluß an die Messung wurden die Vögel wieder in die Nester zurückgesetzt und der Nesteingang mit einem Flaschenkorken verstopft. Dieser wurde am nächsten Morgen wieder ent-

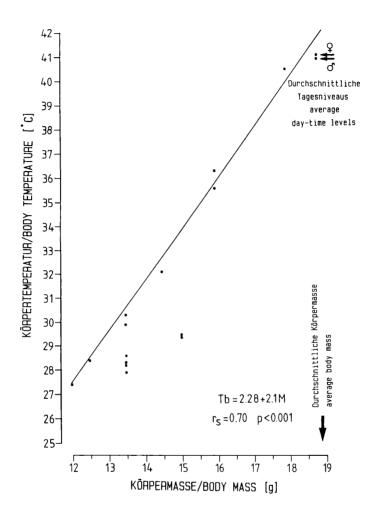


Abb. 5: Körpertemperaturen von 50 einzeln schlafenden, adulten Mehlschwalben in Abhängigkeit vom Körpergewicht. Gemessen wurde im Freiland (Nester) bei einer Umgebungstemperatur von 6 °C bis 7 °C, nachts zwischen 23 bis 2 Uhr am 26./27. 9. 84. Seit fünf Tagen herrschte schlechtes Wetter (Regen, Kälte) und dadurch extremer Futtermangel. Die Schwalben hungerten. Die normalen Tageswerte der Körpertemperatur sind rechts oben angegeben. Die Körpertemperatur fiel im Extrem bis auf 25,7 °C ab. Alle Tiere zeigten spontanes Aufwachen und keine augenscheinlichen Schäden. Dies ist kennzeichnend für Torpor.

Fig. 5: Nocturnal deep body temperatures (points) of 50 adult House Martins, measured 1.0 to 1.5 cm in the rectum, as a function of body mass during bad weather-condition (ambient temperature +6 °C to +7 °C, food shortage caused by rainy weather for 5 continous days at the end of september). All data were obtained between 11 pm and 2 am from birds sleeping in their nests. The average day-time levels at a normal body mass are given for comparison. Body temperature fell to at least 25.7 °C with spontaneous arousals and no apparent ill effects, this depression of body temperature is indicative for torpor. All birds tested left the nest the next morning without difficulties.

fernt und bei einigen Vögeln wurde dann nochmals die KT gemessen. Alle Mehlschwalben verließen die Nester ohne äußere (passive) Erwärmung.

Bei tagaktiven Vögeln liegt das Temperaturminimum nach Mitternacht. Aus diesem Grund wurde als Untersuchungszeit der Zeitraum von 23-2 Uhr gewählt. So wurden die Messungen zur Zeit der niedrigsten KT durchgeführt. Die Umgebungstemperatur während der Messungen schwankte zwischen +6 und +7°C. Die Ergebnisse dieser Messung sind in Abb. 5 dargestellt. Deutlich ist zu sehen, daß körperlich schwache Mehlschwalben, d.h. solche mit geringer Körpermasse, ihre KT unter Hungerbedingungen nachts extrem absenken können (bis minimal +25,7°C). Die Korrelation zwischen beiden Größen (KT und Körpermasse) ist auf höchstem Niveau (p < 0,001) signifikant. Die am darauffolgenden Morgen durchgeführten Temperaturmessungen zeigten normale Tageswerte mit Schwankungen im Bereich von 36,5-41,8°C, d.h. die Mehlschwalben haben aktiv ihre Körpertemperatur erhöht. Hier lag also Torpor als besondere, aktive physiologische Strategie zur Energieeinsparung vor.

4. Diskussion

4.1. Altersmerkmale

4.1.1. Entwicklung von Flügel und Schwanz

Ab dem zehnten Lebenstag beginnen die Flügel- und Schwanzfedern zu wachsen, so daß sie ab diesem Zeitpunkt zur Altersbestimmung herangezogen werden können (siehe 3.1.4.). Die Schwanzlänge entspricht der Länge der beiden längsten Steuerfedern (links und rechts der Schwanzmitte), d.h. die Wachstumskurve der Schwanzlänge ist die Wachstumskurve für die Federlänge dieser Steuerfedern. Im Verlauf entspricht sie dem Verlauf der 9. Handschwinge (O'CONNOR 1975). Daß die Entwicklung der Flügellänge einen etwas anderen Verlauf zeigt, liegt darin begründet, daß zum Wachstum der Federlänge noch das des restlichen Flügelanteiles hinzu kommt.

Vergleicht man Schwanz- und Flügellänge der erwachsenen Jungvögel mit denen der Altvögel, so stellt man fest, daß die Flügellänge beider praktisch identisch ist, nicht aber die Schwanzlänge. Die Schwanzlänge der Altvögel ist im Mittel mit 60,5 mm o und 60,9 mm o um etwa 10% höher als die der ausgeflogenen Jungvögel mit 55 mm. Obwohl die Jungvögel schon ab einer Flügellänge von 98 mm fliegen können, erreicht die Flügellänge bei erwachsenen Jungvögeln dennoch 113 mm und damit praktisch den Wert der Altvögel. Vermutlich spielt die Schwanzlänge keine so entscheidende Rolle für die volle Flug- und Manövrierfähigkeit der Jungvögel wie die Flügellänge.

Äußerst aufschlußreich ist der Vergleich des Wachstums der 9. Handschwinge (Wachstumsdaten von der Mehlschwalbe aus O'Connor 1975) und der Schwanzlänge mit dem Alter flügger Jungvögel. Im Durchschnitt werden in Europa freibrütende Singvögel im Alter von 13,2 Tagen und höhlenbrütende im Alter von 17,2 Tagen flügge (Lack 1968, zitiert nach Bezzel 1977, siehe Abb. 6A). Die längere Nestlingszeit von Höhlenbrütern ist vermutlich auf geringeren Feinddruck zurückzuführen. Dies erlaubt den Jungvögeln, länger im Nest zu bleiben, ohne größere Gefahr, gefressen zu werden. Fluginsektenjäger – wie die Schwalben – benötigen eine gut entwickelte Flugmuskulatur und ein gut entwickeltes Fluggefieder. Dies zwingt sie zu einem noch längeren Aufenthalt im Nest, was die Flüggezeiten von drei Schwalbenarten deutlich belegen: Nordamerikanische Rauchschwalbe (Hirundo rustico erythrogaster) mit 19 Tagen (STONER 1935), Nordamerikanische Klippenschwalbe (Petrochelidon pyrrhonota) mit 20–21 Tagen (STONER 1945) und Mehlschwalbe mit 28 Tagen (die zwei Vergleichsarten wurden deshalb gewählt, weil auch bei ihnen die Wachstumskurven der 9. Handschwinge und der Schwanzlänge vorliegen). Die Flugfähigkeit der Tiere wird mit jeweils ca. 85–90% Gefiederwachstum erreicht. Ermittelt man aus den Wachstumsgleichungen das Alter, an dem die 9. Handschwinge und die Schwanzlänge 90% des Endwertes erreicht haben, so stimmt

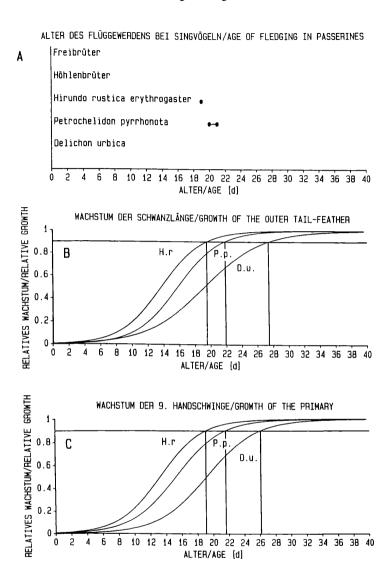


Abb. 6: Vergleich einiger Ontogenese-Parameter bei verschiedenen Vogelarten. Näheres siehe Text.
Fig. 6: Several ontogenetic parameters (age of fledging, growth of the outer tail-feather, growth of the primary) in different birds in comparison. H.r. = Hirundo rustica, P. p. = Petrochelidon pyrrhonota, D. u. = Delichon urbica. For more details see text.

dieser Wert bei allen drei Vertretern ziemlich gut mit dem Alter flügger Jungvögel überein. Dies zeigt, daß sich die morphologische Entwicklung mit der verlängerten Nestlingsdauer deckt (Abb. 6A-C).

4.1.2. Entwicklung des Körpergefieders

Zuerst entwickeln sich die Konturfedern und erst dann das für den Flug wichtige Großgefieder. Innerhalb von nur drei Tagen – Alter von 9-12 Tagen – wächst die Körperbedeckung von ca. 10%

auf ca. 60%. Dies ist der Zeitraum, in dem sich auch die endotherme Stoffwechselreaktion etabliert (Prinzinger & Siedle 1988), d.h. der Vogel ± homoiotherm wird. Am 15.–17. Tag beträgt die Körperbedeckung schon 90%, z.T. bis nahezu 100%. Für eine gute Isolation ist dies eine Voraussetzung, die eine hohe und von der Umgebungstemperatur relativ unabhängige Körpertemperatur erlaubt, welche eine möglichst schnelle Entwicklung des Jungvogels begünstigt.

4.1.3. Entwicklung der Körpermasse

Junge Mehlschwalben erreichen am 11. Lebenstag die Körpermasse der Adulten oder übertreffen sie sogar. Sie nehmen bis zum 19. Lebenstag weiter zu, wobei sie durchschnittlich das 1,27fache des Adultwertes erreichen. Dieser Befund stimmt in etwa mit den Ergebnissen von Rheinwald (1971) und O'Connor (1975) überein, die als Tag der maximalen Körpermasse den 16. Lebenstag angeben. Bei schlechter Witterung kann sich nach Rheinwald aber das Maximum auch bis zum 21.–23. Lebenstag verschieben. Bedingt durch unsere wesentlich größere Anzahl an Messungen mitteln sich witterungsabhängige Effekte, und es kommt dadurch zu einer leichten Verschiebung des Maximums im Vergleich zu Messungen bei ausschließlich guten Witterungsbedingungen.

Nach dem 19. Lebenstag nimmt die Körpermasse der Jungvögel wieder ab, um am 29. Lebenstag den Adultwert wieder zu erreichen. Das entspricht ebenfalls den Ergebnissen von Rheinwald (1971) und O'Connor (1975). Nach dem Ausfliegen nehmen die Mehlschwalben etwa bis zum 34. Lebenstag weiter ab. Die Körpermasse bleibt dann etwa drei Tage konstant, nimmt wieder zu, um am 44. Lebenstag den Adultwert wieder zu erreichen. Ab diesem Zeitpunkt pendelt die Körpermasse dann wie bei den adulten Mehlschwalben um diesen Wert.

Mit der sehr langen Nestlingszeit von 28 Tagen ergibt sich natürlich die Möglichkeit, einen Teil der in der Nahrung zugeführten Energie zu speichern, ohne primär auf eine möglichst schnelle Jugendentwicklung Wert zu legen. Auf diese Art und Weise kann ein Energiedepot geschaffen werden, das es der jungen Mehlschwalbe bei reduzierter Nahrungszufuhr ermöglicht, einige Zeit von den Energiereserven zu leben. Daß die junge Mehlschwalbe eine sehr große Hungertoleranz besitzt, zeigte ein ungewolltes Experiment von Hund & Prinzinger (1985). Sie vergaßen einmal bei Kontrollen, den Korken zu ziehen. Als sie nach fünf Tagen wieder dieses Nest kontrollierten, lebten die Jungvögel noch und sie entwickelten sich zwar mit einer Verzögerung, aber sonst normal.

Schwalben speichern im Verlauf ihrer Ontogenese höhere Fettreserven als Vertreter von Familien mit einem anderen Entwicklungsmodus. Dies zeigte u.a. auch RICKLEFS (1967a) beim Vergleich der Nordamerikanischen Rauchschwalbe mit dem Rotschulterstärling (Agelaius phoeniceus).

Das Überschießen über das Adultgewicht ist bei einer Reihe weiterer Vogelarten bekannt. Fast alle bisher untersuchten Schwalben zeigen diesen Verlauf. Außerdem z.B. Segler (*Apodiformes*) und pelagische Arten, wie Sturmvögel (*Procellariidae*) und Sturmschwalben (*Hydrobatidae*) (RICK-LEFS 1968a). Alle diese Arten sind auf guten, d.h. ausdauernden Flug angewiesen und damit auf eine gut ausgebildete Flugmuskulatur.

Wie läßt sich nun dieses Überschießen der Körpermasse erklären? Zunächst wurde vermutet, daß die Abnahme der Körpermasse durch Hungern zustandekommt. Dieser Effekt tritt jedoch auch bei Fütterung der Nestlinge auf (O'CONNOR 1984). Nach RICKLEFS (1968b) ist bei Rauchschwalben der einzige Grund für dieses Phänomen die Dehydratation des reifenden Gewebes, vor allem der Federn. O'CONNOR (1977) hat bei jungen Mehlschwalben die Körperzusammensetzung bezüglich Wassergehalt, Fettgehalt und restlichen Trockenbestandteilen untersucht. Die Trockenmasse stieg bis zum 19. Lebenstag und blieb danach konstant. Der Fettgehalt dagegen stieg praktisch bis zum Flüggewerden an, während der Wassergehalt ebefalls bis zum 19. Lebenstag stieg, dann aber wieder abnahm. Auch für die Mehlschwalbe ist danach die Ursache für die Abnahme der Körpermasse nach dem Erreichen des Maximalwertes die Dehydratation des reifenden Gewebes, vor allem des Gefieders. Das gleiche gilt auch für die Südafrikanische Klippenschwalbe (Hirundo spilodera, EARLE 1984).

160

Die beobachtete weitere Massenabnahme nach dem Ausfliegen ist wohl auf die weniger werdenden Fütterungen durch die Altvögel zurückzuführen. Mit zunehmender Fähigkeit des Jungvogels, sich selbst zu versorgen, ist wohl die darauffolgende Zunahme der Jungvögel zu erklären. Dies würde bedeuten, daß ein Jungvogel etwa ab dem 37. Lebenstag in der Lage ist, sich selbst zu versorgen. Einen weiteren Beleg hierfür liefern Untersuchungen von Hund & Prinzinger (1985), die zeigen, daß Mehlschwalben durchschnittlich 15 Tage nach dem Ausfliegen der Erstbrut mit der Zweitbrut beginnen.

4.2. Körpertemperatur

4.2.1. Körpertemperaturentwicklung der Jungvögel im Freiland

Die Mehlschwalbe, die Nordamerikanische Rauchschwalbe (Stoner 1935) und die Nordamerikanische Klippenschwalbe (Stoner 1945) zeigen alle den gleichen Verlauf der Körpertemperaturentwicklung. Der starke Anstieg in den ersten Lebenstagen dokumentiert eine immer bessere Wärmehaltekapazität. Die Ursache hierfür liegt in einem starken Wachstum und dem damit verbundenen günstiger werdenden Oberflächen-Volumenverhältnis. Einen weiteren Faktor stellt der Beginn des Gefiederwachstums dar. Parallel dazu erfolgt die Entwicklung der endothermen Stoffwechselreaktion, die am 10. Lebenstag ausgereift ist (Prinzinger & Siedle 1988). Danach steigt die Körpertemperatur langsamer, bis sie etwa ab dem 23. Lebenstag den Wert der Adultvögel erreicht. Dieser weitere Anstieg ist zum größten Teil auf die bessere Gefiederisolation im Verlauf der Jugendentwicklung zurückzuführen. Der Bedeckungsgrad des Gefieders steigt vom 9. Lebenstag mit 10% auf nahezu 100% am 17. Lebenstag. Das weitere Ansteigen der Körpermasse bis zum 19. Lebenstag ist sicher auch noch für einen kleinen Teil dieses Ansteiges verantwortlich.

Mit dem Ansteigen der Körpertemperatur geht eine Verringerung der Schwankungsbreite des eingenommenen Temperaturbereiches einher. Dies zeigt Abb. 3 deutlich. Das gleiche Verhalten zeigen auch andere Arbeiten, wie z.B. der Kuckuck (Hund & Prinzinger 1980). Dies hat die gleichen Ursachen wie der Anstieg der Körpertemperatur. Je besser der junge Vogel die Wärme halten kann, desto geringer sind die Einflüsse der Umgebung auf seine Körpertemperatur und um so konstanter wird letztere gehalten.

4.2.2. Abhängigkeit der Körpertemperatur von der Umgebungstemperatur

Nesthocker – wie die Mehlschwalbe – können nach dem Schlüpfen ihre Körpertemperatur noch nicht regulieren. Beim Ausfliegen aus dem Nest muß jedoch diese Fähigkeit vorhanden sein, d.h. sie muß sich während der Nestlingszeit entwickeln. Daraus folgt, daß sich Umweltfaktoren auf die Körpertemperatur der Mehlschwalbe in diesem Zeitabschnitt sicher unterschiedlich stark auswirken: Die direkt proportionale Abhängigkeit der Körpertemperatur von der Umgebungstemperatur nimmt im Verlauf der Jugendentwicklung immer mehr ab. Im Alter von 27-30 Tagen ist eine ideal homoiotherme Reaktion erreicht (Abb. 4). Interessant und bisher aus dem Freiland noch nicht beschrieben ist die anschließende wieder deutliche Abhängigkeit der Körpertemperatur von der Umgebungstemperatur, was auch für Altvögel zutrifft. Da es sich um Freilandergebnisse handelt, ist allerdings zu berücksichtigen, daß die Umgebungstemperaturwerte mit den Lufttemperaturwerten gleichgesetzt werden, es sich also nicht um Werte handelt, denen der Vogel direkt ausgesetzt ist. O'Connor (1975) hat diese Zusammenhänge bei jungen Mehlschwalben, Blaumeisen und Haussperlingen im Labor untersucht, allerdings nur bis zum Flüggewerden der Jungvögel. Dabei zeigten diese drei Arten im Prinzip das gleiche Muster wie bei der vorliegenden Arbeit. Die jüngsten Nestlinge hatten Körpertemperaturen direkt proportional zur Umgebungstemperatur, während die ältesten Nestlinge mehr oder weniger unabhängig von der Umgebungstemperatur waren.

Die Entwicklung der effektiven Thermoregulation bildet die Grundlage für die Abhängigkeiten der Körpertemperatur von der Umgebungstemperatur, kann jedoch nicht alleinige Ursache sein; denn die Klasse der 15- bis 18-tägigen Mehlschwalben entspricht in ihrem Verhalten dem der Altvögel, die die volle Fähigkeit zur Thermoregulation haben. Die Ursache für eine noch "bessere Homoiothermie" der älteren Jungvögel muß also noch eine andere Ursache haben. Aus Abb. 1 ist ersichtlich, daß das Gefiederwachstum erst nach dem 30. Lebenstag beendet ist. Bei einem Flugjäger wie der Mehlschwalbe trägt jedoch eine voll ausgebildete Befiederung, speziell der für den Flug wichtigen Federn, wesentlich zum Überlebenserfolg der ausfliegenden Mehlschwalbe bei. Eine hohe Körpertemperatur bedingt jedoch eine hohe Stoffwechselintensität und damit eine schnelle Entwicklung. Dies dürfte der Grund für diese geringe Abhängigkeit der Körpertemperatur von der Umgebungstemperatur kurz vor dem Ausfliegen sein. Ist jedoch die Entwicklung des Jungvogels vollendet, so kann eine Absenkung der Körpertemperatur bei fallenden Umgebungstemperaturen eine beträchtliche Energieeinsparung bringen. Genau diese sinnvolle Anpassung ist in der Hinwendung zu einer wieder leicht heterothermen Körpertemperaturreaktion der erwachsenen Jungvögel und der Altvögel zu sehen.

4.2.3. Abhängigkeit der Körpertemperatur von der Körpermasse bei hungernden erwachsenen Mehlschwalben

Bei erwachsenen Jungvögeln und Altvögeln kann tagsüber eine leicht heterotherme Reaktion beobachtet werden (s.o.) Bei entsprechenden Bedingungen (witterungsbedingte Futterverknappung und niedrige Umgebungstemperaturen) ergibt sich auch nachts eine sehr starke Abhängigkeit der Körpertemperatur von der Konstitution der Mehlschwalbe. Viele hungernde Vögel hatten eine deutlich unter +30 °C gelegene Körpertemperatur (Kloakaltemperatur). Der minimal gemessene Wert lag bei 25,7 °C. Dies ist keine homoiotherme Reaktion mehr. Die gemessenen Vögel mit derart niedrigen Körpertemperaturen fühlten sich klamm an und reagierten praktisch kaum mehr auf äußere Reize, d.h. sie zeigten einen Lethargiezustand. Am nächsten Morgen hatten diese Vögel jedoch alle wieder eine normale Körpertemperatur.

Die oben beschriebenen Phänomene sind die typischen Anzeichen von Torpor. Im vorliegenden Fall ist dabei ganz eindeutig nicht die Umgebungstemperatur für das Auslösen des Torpors verantwortlich, sondern die Konstitution der Vögel. Gut genährte Vögel halten nachts ihre Körpertemperatur auf Normalniveau, auch bei niedrigen Umgebungstemperaturen (Abb. 5). Bisher lagen bei Schwalben nur Freilandbeobachtungen mit Hinweisen auf Torpor vor (Lasiewski & Thompson 1966, Serventy 1970, Kespaik 1972, 1977). Im Labor konnte Torpor bei der Mehlschwalbe dann erstmals experimentell nachgewiesen werden (Prinzinger & Siedle 1986). Mit diesen Beobachtungen nun ist zum erstenmal auch im Freiland der sichere Nachweis von echtem Torpor und dessen Ursachen für einen Vertreter der Passeriformes gelungen. Er dient hier als energetische Anpassung an den speziellen Nahrungserwerb eines Luftinsektenjägers.

5. Zusammenfassung

In dieser Arbeit wurde die Ontogenese der Körpermasse, des Körpergefieders und der Körpertemperatur bei der Mehlschwalbe untersucht:

Im Alter vom 9. bis zum 12. Lebenstag steigt die Körperbedeckung durch das Gefieder von 10% auf 60%, um am 17. Lebenstag nahezu 100% zu erreichen. Parallel dazu beginnen sich die Flügel- und Schwanzfedern zu entwickeln. Diese erreichen aber erst nach dem Ausfliegen der Jungen, etwa ab dem 32. Lebenstag, ihre volle Länge.

Junge Mehlschwalben schlüpfen im Mittel mit 1,25 g und erreichen am 11. Lebenstag die durchschittliche Adultmasse von 18,8 g. Sie nehmen weiter bis auf das 1,27fache des Adultwertes zu. Bis zum Ausfliegen am 29. Lebenstag sinkt die Körpermasse aufgrund der Dehydratation des Gewebes durch Gefiederentwicklung und

Gewebereifung wieder auf den Adultwert ab. Eine weitere Abnahme ist vermutlich auf das Selbständigwerden der Jungvögel zurückzuführen. Ab dem 44. Lebenstag wird dann der Adultwert wieder erreicht und bei normalen Witterungsbedingungen gehalten.

Die Körpertemperatur der Jungvögel steigt im Freiland von 33,0 °C am ersten Lebenstag auf 38,6 °C am achten Lebenstag und erreicht am 23. Lebenstag mit 41,0 °C in etwa den Adultwert. Adulte \circ haben im Mittel 40,9 °C und adulte \circ 41,2 °C.

Die Abhängigkeit der Körpertemperatur zur Umgebungstemperatur (im Freiland gemessen) nimmt im Laufe der Ontogenese immer stärker ab. Im Alter vom 27.–30. Lebenstag läßt sich statistisch keinerlei Abhängigkeit mehr sichern. Die noch älteren Jungvögel und die Altvögel zeigen erstaunlicherweise jedoch wieder eine deutliche Abhängigkeit der Körpertemperatur von der Umgebungstemperatur. Dies dient der Energieeinsparung. Ein derartiges Verhalten wurde bisher von Vögeln noch nicht beschrieben.

Bei schlechten Witterungsbedingungen und Abnahme der Körpermasse durch Hungerperioden konnte nachts im Freiland bei erwachsenen Mehlschwalben (erstmalig bei Sperlingsvögeln) echter Torpor nachgewiesen werden. Die niedrigste gemessene Körpertemperatur lag bei 25,7 $^{\circ}$ C bei einer Umgebungstemperatur von 6–7 $^{\circ}$ C. Es zeigte sich, daß die Körpermasse maßgebend für den Eintritt und die Tiefe des Torpors ist.

6. Summary

Ontogeny of plumage, body mass and body temperature in the House Martin (Delichon urbica)

Ontogenetical development of body mass, plumage and body temperature was studied in the House Martin (*Delichon urbica*) to investigate possible energetic and morphological adaptations in this aerial insectivores which often may have problems with food finding during bad weather conditions during the breeding season.

The first postnatal plumage is down, which is lost after a few days. The first coat of contour feathers covers 10-60% of the body between day 9-12. At an age of 17 days all nestlings are fully covered with immature plumage. The feathers of the tail and the wings begin to grow on day 8-9. They are completely developed shortly after fledging on day 32.

Mean hatchling mass is 1.25 g. At an age of 11 days mass of adult birds is reached (18.8 g) altough birds do not fledge until day 29. Body mass continues to increase up to a peak of about 1.27 times the value of adult level on about day 18 and then decreases slowly to adult levels at fledging, presumably due to a dehydration of plumage. A subsequent weight recession is surely caused by a (first) lower food supply by the parents and then by the stop of parental care. Adult body mass is reached again on day 44 in full independent youngs.

Mean body temperature (field investigations) is 33.0 °C on day 1 and increases steadily to 38.6 °C on day 8. Adult values (mean value ca. 41.0 °C) are reached at an age of 23 days. Non-active males show a mean daytime body-temperature of 40.9 °C, females 41.2 °C.

In newly hatched birds body temperature depends highly on ambient temperature. At an age of 27–30 days this dependency is completely lost. The nestlings are fully homoiothermic. Subsequently and in adult birds this dependency reappears to a small amount. By decreasing body temperature during cold ambient temperatures, the birds are able to reduce energy loss. This kind of developmental pattern of body temperature regulation has not yet been described in birds to our knowledge.

Longer phases of bad whether conditions, when adults can not secure food, may cause a loss of body mass. Under these circumstances adult House Martins exhibit torpor during the night. Lowest observed body temperature was $25.7 \,^{\circ}$ C (ambient temperature $6-7 \,^{\circ}$ C). Entrance and deepness of the lethargic stage depends clearly on actual body mass (energy reserves). Nightly torpor, during could weather or when energy resources are short has been shown in several bird species, but this is the first evidence for real torpor in a passerine birds.

7. Literatur

Berthold, P., E. Bezzel & G. Thielke (1980): Praktische Vogelkunde. Kilda-Verlag, Greven. * Bezzel, E. (1977): Ornithologie. UTB 681, Stuttgart. * Earle, R. A. (1986): The breeding biology of the South African Cliff Swallow. Ostrich 57: 138-156. * Hund, K. (1976): Beobachtungen, insbesondere zur Brutbiologie, an oberschwäbischen Populationen der Mehlschwalbe (*Delichon urbica*). Orn. Mitt. 28: 169-178. * Hund, K., & R. Prinzinger (1978): Bestandssteigerungen und Neuansiedlung bei der Mehlschwalbe (*Delichon urbica*) durch Kunstnester. Ber. Dtsch. Sekt. int. Rat Vogelschutz 18: 92-93. * Dies. (1979): Untersuchungen zur Ortstreue, Paartreue und Überlebensrate nestjunger Vögel bei der Mehlschwalbe *Delichon urbica*

in Oberschwaben. Vogelwarte 30: 107-117. * Dies. (1980): Zur Jugendentwicklung der Körpertemperatur und des Körpergewichtes beim Kuckuck Cuculus canorus. Ecol. Birds 2: 130-131. * Dies. (1985): Die Bedeutung des Lebensalters für brutbiologische Parameter der Mehlschwalbe (Delichon urbica). J. Orn. 126: 15-28. * Dies. (1986): Delichon urbica - Mehlschwalbe in Glutz von Blotzheim & Bauer: Handbuch der Vögel Mitteleuropas, Bd. 10/1. Aula-Verlag Wiesbaden. * Kespaik, J. (1972): Temporary Hypothermy in Sand-Martins (Riparia r. riparia L.) in Natural Conditions. Communic Baltic. Commiss. Study Bird Migr. 7: 176-183, Russisch mit englischer Zusammenfassung. * Ders. (1977): Ontogenetic Development of Torpidity in the Swallow and Martins (Hirundo rustica, Delichon urbica, Riparia riparia). Communic. Baltic. Commiss. Study Bird Migr. 10: 144-161, Russisch mit englischer Zusammenfassung. * Lack, D. (1968): Ecological Adaptations for Breeding in Birds. Methuen & Co., London. * Lasiewski, R. C., & H. J. Thompson (1966): Field Observations of Torpidity in the Violet-green Swallow. The Condor 68: 102-103. * Lorenz, R. J. (1984): Biometrie. Fischer Verlag, Stuttgart. * Menzel, H. (1984): Die Mehlschwalbe. NBB 548, Wittenberg. * O'Connor, R. J. (1975): Growth and Metabolism in Nestling Passerines. Symp. zool. Soc. Lond. No. 35: 277-306. * Ders. (1977): Differential growth and body composition in altricial Passerines. Ibis 119: 147-166. * Ders. (1984): The Growth and Development of Birds. Wiley & Sons, Chicester. * Prinzinger, R., K. Siedle (1986): Experimenteller Nachweis von Torpor bei jungen Mehlschwalben Delichon urbica. J. Orn. 127: 95-96. ★ Dies. (1988): Ontogeny of metabolism, thermoregulation and torpor in the House Martin Delichon urbica (L.) and its ecological significance. Oecologia 76: 307-312. * Rheinwald, G. (1971): Gewichtsentwicklung nestjunger Mehlschwalben (Delichon urbica) bei verschied. Witterungsbedingungen. Charadrius 7: 114-120. * Rheinwald, G., & K. Schulze-Hagen (1972): Vergleichende Untersuchungen zur Gewichtsentwicklung von Rauch- und Mehlschwalbe (Hirundo rustica, Delichon urbica) bei verschiedenen Witterungsbedingungen. Charadrius 8: 84-81. * Ricklefs, E. E. (1967a): Relative Growth, Body Constituents, and Energy Content of Nestling Barn Swallows and Red-Winged Blackbirds. Auk 84: 560-570. * Ders. (1967b): A graphical method of fitting equations to growth curves. Ecology 48: 978-983. * Ders. (1968a): Patterns of Growth in Birds. Ibis 110: 419-451. * Ders. (1968b): Weight Recession in Nestling Birds. Auk 85: 30-35. * Serventy, D. L. (1970): Torpidity in the White-backed Swallow. Emu 70: 27-28. * Stoner, D. (1935): Temperature and Growth Studies on the Barn Swallow. Auk 52: 400-407. * Ders. (1945): Temperature and Growth Studies of the Northern Cliff Swallow. Auk 62: 207-216. * Svensson, L. (1975): Identification Guide to European Passerines. Alb. Bonniers Bocktryckeri AB, Stockholm.

Anschrift der Verfasser: K. Siedle und Prof. Dr. R. Prinzinger, AG Stoffwechselphysiologie, Institut für Zoologie, Siesmayerstraße 70, D-6000 Frankfurt/Main 1.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Vogelwarte - Zeitschrift für Vogelkunde

Jahr/Year: 1987/88

Band/Volume: <u>34_1987</u>

Autor(en)/Author(s): Siedle Klaus, Prinzinger Roland

Artikel/Article: Ontogenese des Körpergefieders, der Körpermasse und der

Körpertemperatur bei der Mehlschwalbe (Delichon urbicä) 149-163