## Vergleichende Morphologie und Physiologie des Vogel-Herzens. Vom aristotelischen "Springenden Punkt" zur Xenotransplantation von Vogelherzen

**Roland Prinzinger** 

Prinzinger R 2021: The crux of the matter: comparative morphology and physiology of the bird-heart. From Aristotle to the xenotransplantation of bird hearts. Vogelwarte 59: 11–38.

The metaphor "jumping point" comes from bird embryogenesis: the "jumping" red spot is the heart of the embryo. About 2,360 years ago, Aristotle regarded this "punctum saliens" as the dividing line between the soul and the dead. In metaphorical use, it is the core of a project, an idea, etc.

In the adult bird, the heart is located centrally on the sternum between the liver lobes. Birds have the relatively largest heart of all animal groups (up to 3.6 % of the body mass; mean 1.0 to 1.5 %). The mammalian heart is only half as large, that of reptiles a quarter as large. As in mammals, the blood volume is 8 to 9 ml/100 g body mass. With age, birds and mammals store the age pigment "lipofuscin" in the heart, which thereby becomes darker. In contrast to mammals, birds with double carotids have an intercarotid. An embryonic "foramen ovale", which bypasses the pulmonary circulation, is missing in birds. In birds, the thymus is distributed in several individual glands along the base of the neck. Just as in larger cloven hoofed animals, birds don't have heart bones. In contrast to the mammal, the heart is coarsely woven inside. This results in good "inner" blood circulation, so that large coronary vessels are not necessary.

The cardiomyocytes are smaller than in mammals, less interlocked with each other and there are fewer mitochondria and myofibrils. These are postmitotic, as in mammals, so they cannot divide further. Heart enlargement is not caused by cell proliferation but by additional storage of myofibrils, with the same capillary number. A higher capillary density (up to 40 %) is already present in the basic configuration.

For xeno-transplantations, hearts from Ostrich, Emu and Nandu were considered, which would be suitable for human being in terms of construction and size. As with humans and Old World monkeys, they lack of the epitope  $\alpha$ Gal, which is why it was mistakenly assumed that they are tolerated by the human immune system. Heart size and flight muscles correlate with each other: the larger the large pectoral muscle compared to the small one, the larger the heart mass. There are two muscle types: The more enduring the flight, the more the red muscle type outweighs the white. The heart does not work like a ball pump, but like a piston engine by shifting the valve plane. The heart rate is half as high as in mammals of comparable size. Its sum in embryogenesis, ontogenesis and adult stage is constant, regardless of their physical duration. Between resting and maximum values, the factor is between 2.0 and 4.5. In torpor, the frequency can be reduced by up to 90 %. Submerged birds show a reflex-controlled, sudden reduction of the heart rate by up to 70 % (bradycardia). The  $O_2$  pulse (twice as high as in mammals) increases as the metabolic rate increases mass-dependently with the exponent 0.75. The proportion of the stroke volume in the change in metabolic rate can be 0 to 100 %. The circulation time of the blood is relatively short (chicken 5, goose 11, duck 6 s). In mammals it is significantly longer. The turkey has the highest blood pressure of all vertebrates with systolic pressure up to 500 mm Hg. The pressure difference systolic-diastolic is much higher than in mammals; in males it is slightly higher than in females and the pressure increases with age.

™ RP, Tannenweg 2, 61184 Karben. E-Mail: prinzinger@bio.uni-frankfurt.de

#### 1 Einleitung

Was macht das Herz der Vögel so interessant? Vögel haben in Kultur, Kunst und Kommerz immer eine hervorragende Bedeutung gehabt (Zusammenfassung z.B. in Prinzinger 2014a, b): Von keinem anderen Tierorgan finden wir in der Literatur deshalb unter anderem so viele detaillierte Untersuchungen wie über das Herz- und das Kreislaufsystem der Vögel inklusive deren Embryologie. Das hat seine Ursache u. a. darin, dass Hühner, Gänse und Enten seit Jahrtausenden zu

den wichtigsten Haustieren des Menschen gehören. Die möglichst genaue Kenntnis ihrer Organe ist bis heute von elementarer Bedeutung für deren Zucht, Haltung und Ernährung bis hin zur Pharmakologie. Ein vergleichender Überblick über Bau und Funktion des Vogelherzens lohnt sich also, vor allem auch deshalb, weil diese Thematik inzwischen zugunsten von Genetik und Biochemie weniger bearbeitet wird.

Folgende Punkte werden nachfolgend im Vergleich zum Säugetier besprochen:

#### Allgemeines

- Lage und begleitendes Gefäßsystem
- Massenabhängigkeit der Größe
- zellulärer Aufbau der Muskelzellen im Vergleich zu anderen Muskelzellen
- Embryonalentwicklung
- das alternde Herz

#### II. Spezielles

- Flug- und Brustmuskel vs. Herzmasse in Abhängigkeit zum Flugtyp
- Xeno-Transplantation Strauß-Mensch; Bedeutung der Epitope
- Das Herz als Motor: Funktionsweise, Vergleich zum Verbrennungsmotor spezifische Kreislaufparameter

Im Folgenden wird ein Überblick über die Thematik gegeben. Das bedeutet, dass ich kein Spezialist in allen angesprochenen Punkten sein kann und will. Die präsentierten Daten sind eine Mischung aus eigenen, z.T. bisher nicht publizierten Untersuchungen und Literaturangaben. Um den Text leichter lesbar zu machen, wird nicht jede Aussage unmittelbar durch ein Zitat belegt. Am Ende jedes Abschnittes sind die wichtigsten Literaturstellen angegeben. Die (meisten) Abbildungen sind Kopien von PowerPoint-Folien aus dem Plenarvortrag auf der Jahresversammlung der DO-G 2019 in Marburg und daher nur von eingeschränkter Qualität. Da sie aber oft aus mehreren Einzelabbildungen zusammengesetzt sind, war eine Erhöhung der Pixelzahl nicht möglich. Sie sind deshalb nicht immer optimal scharf, was aber keinen Einfluss auf deren Aussagewert haben sollte. Die großzügig eingesetzte Farbe wird diesen Mangel etwas ausgleichen. Sofern nicht anders angegeben, wurden alle Abbildungen in der Arbeitsgruppe des Autors angefertigt.

Die im Vortrag gezeigten Videos zur Autorhythmie und Funktionsweise des Herzens als Kolbenpumpe werden nach Publikation dieser Zusammenstellung auf der Homepage der DO-G zur persönlichen Verfügung gestellt (www.do-g.de/publikationen/vogelwarte).

Unter dem Titel "Der springende Punkt: Vergleichende Physiologie und Morphologie des Vogel-Herzens. Von Aristoteles bis zur Xenotransplantation von Nandu-Herzen" wurde der Beitrag leicht verändert von der "Wissenschaftlichen Gesellschaft der Johann-Wolfgang Goethe Universität Frankfurt/Main" in gebundener Form publiziert.

Um das Thema allgemeinverständlich und bildreich darzustellen, berücksichtige ich das Motto von Cicero (46 v. Chr.), der in seiner Anleitung für Redner, die auch für Autoren schriftlicher Abfassungen gilt, sagt: "Etenim necesse est, qui ita dicat, ut a multitudine probetur, eundem doctis probari" (Der Redner, der so spricht,

dass es die Menge versteht, muss auch bei den Gelehrten ankommen).

Aristoteles (384–322 v. Chr.); Cicero (46 v. Chr.); Guglielmo (1737); Haeckel (1903); Harvey (1628, 1651); Premuda (1957); Patten (1948); Prinzinger (2014a, 2014b, 2020)

### 2 Der springende Punkt

Den "Springenden Punkt" kennt wohl jeder! Es ist eine Metapher aus der frühen Embryogenese der Vögel. Das "punctum saliens" ist ein seit Jahrtausenden bekannter pulsierender roter Fleck, der im befruchteten Ei des Haushuhns Gallus domesticus etwa nach dem dritten Tag der Bebrütung mit bloßem Auge zu erkennen ist. Es ist das erste auffällige Zeichen des Lebens (Abb. 1). Die Herzanlage des Embryos wird sichtbar und ihre physiologische Funktion macht sich bemerkbar. Der Ausdruck geht zurück auf Aristoteles (384–322 v. Chr.), der vor rund 2.360 Jahren in seinen tiergeschichtlichen Ausführungen die Entwicklung im Vogelei beschreibt und in diesem Zusammenhang von einem blutigen Punkt ("στιγμὴ αἰματίνη – stigmē haimatinē") auf der weißen Keimscheibe spricht, welcher hüpft "πηδᾳ – pēda": Er erkannte darin schon das Herz und in ihm den Zeit-Punkt (!), der das "Beseelte vom Toten unterscheide".

Der Entdecker des Blutkreislaufs, William Harvey, beschreibt 1628 in seinem Werk "Exercitatio Anatomica de Motu Cordis et Sanguinis in Animalibus" (Anatomische Studien über die Bewegung des Herzens und des Blutes in Tieren) und später das in Rede stehende biologische Phänomen so:

"Wenn du es so am vierten Tage untersuchst, wird die Metamorphose schon größer erscheinen, und die Umwandlung bewundernswürdiger; und sie wird beinahe mit jeder einzelnen Stunde dieses Tages augenscheinlicher; um diese Zeit findet im Ei der Übergang vom pflanzlichen Leben zum tierischen Leben statt. Jetzt nämlich errötet der Saum von Eiweiß, eine dünne Linie blutig purpurfärbend: und nahezu in dessen Mitte schnellt ein blutiger Punkt springend hervor: so winzig, dass er im Moment seiner Diastole, wie das kleinste Feuerfünkchen, hervorleuchtet; und dann, in der Systole, dem Blick wieder völlig entflieht und verschwindet. So wenig ist der Beginn tierischen Lebens, so sehr unerblickt die Anfänge, die von der schöpfenden Kraft der Natur zustande gebracht werden!" ("Quarto itaque die si inspexeris, occurret jam major metamorphosis, & permutatio admirabilor; quae singulis fere illius diei horis manifestior fit; quo tempore in ovo, de vita plantae, ad animalis vitam fit transitus. Iam enim colliquamenti limbus linea exili sanguinea purpurascens rutilat: ejusque in centro fere, punctum sanguineum saliens emicat: exiguum adeo, ut in sua diastole, ceu minima ignis scintillula, effulgeat; & mox, in systole, visum prorsus effugiat, & dispareat. Tantillum nempe est vitae animalis exordium, quod tam inconspicuis initiis

molitur plastica vis Naturae!"; nach: Guglielmo 1737, Opera II, Exercitationes de Generatione Animalium, Leyden: 66).

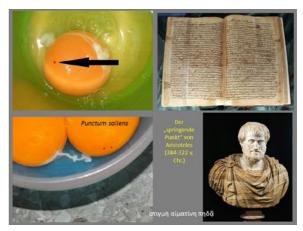
Erstaunlich ist, mit welcher Erkenntnis und Perfektion Harvey die Entwicklung beschreibt. Der springende Punkt ist in diesem Bild also das Kriterium, nach dem Lebendiges zu unterscheiden ist. Im späteren metaphorischen Gebrauch hat sich daraus die Redewendung gebildet, nach der ein springender Punkt das Herz eines Projektes darstellt, bzw. den wesentlichen Kern einer Darstellung zeigt.

Eine falsche Sicht teilt Ernst Haeckel in seinem Essay über den Ursprung und die Entwicklung der Sinnesorgane von 1878 mit: "Der erste Anfang des Sehorgans bei den niederen Tieren ist nichts anderes als ein einfacher dunkler Punkt in der hellen Haut, gemeinhin ein schwarzer oder roter Pigmentpunkt. Sogar bei den einzelligen Protisten scheinen solche dunklen Flecken von Farbstoff der Wahrnehmung von Licht zu dienen." Tatsächlich ist diese Verwechslung leicht nachvollziehbar. Das schwarze Augenpigment ist schon früh in der Vogelembryogenese der bestimmende Fleck.

In China ist der aristotelische Gebrauch der Metapher auch bekannt. Im täglichen Leben wird er allerdings anders eingesetzt. Will man bezogen auf den Titel der Arbeit das Wortspiel mit "Herzen" im Ausdruck "springender Punkt" beibehalten, lautet die Übersetzung 问题的核心:鸟心之生理与构 造. Der Titel 问题的核心 bedeutet dabei wörtlich "Der Kern des Problems". Es geht jedoch nicht um die aristotelische Referenz für den Anfangspunkt der Bildung eines Vogelherzens, sodass eine weitere Übersetzung möglich ist, nämlich "初心" = 鸟心之 生理与构造. Das Titelwort 初心, wörtlich "das erste Herz", bedeutet dabei "die ursprüngliche Absicht". Dieser Ausdruck wird vom augenblicklichen Präsidenten Xi Jinping verwendet, um die Kader der Kommunistischen Partei Chinas an ihre ursprüngliche Absicht zu erinnern, die Macht zu ergreifen, um dem Volk zu dienen. Er wird in diesem Sinne so jetzt überall in China entsprechend verwendet.

Zitat Prof. Dr. Zhiyi Yang, FB Sinologie, Universität Frankfurt

Auch in der Esskultur hat der springende Punkt eine Bedeutung: Manche essen nur Eier, die einen solchen Punkt des Lebens aufweisen. Dann sind sie sich sicher, dass die Eier befruchtet sind und darauf legen sie Wert. Bei einem Spiegelei kann man das Herz oft als schwarzen Punkt auf dem Dotter gut erkennen (Blut wird bei Hitze schwarz). Ergänzend muss erwähnt werden, dass es vorkommen kann, dass zwei Herzanlagen vorhanden sind. Solch ein Embryo ist im späteren Alter aber nicht überlebensfähig.



**Abb. 1**: Links oben: Herzanlage (Pfeil) auf der Keimscheibe eines Hühnereies am 2./3. Bebrütungstag. Links unten: Dotter mit doppelter Herzanlage; rechts: Arbeit von Aristoteles. – Top left: Heart plant (arrow) on the germinal disc of a chicken egg on the 2nd/3rd day of incubation. Bottom left: Yolk with double heart; right: work of Aristotle.

Interessant ist weiterhin: Befruchtete Eier sind länger haltbar als unbefruchtete (bis mehrere Wochen). Der sich entwickelnde Embryo bildet Antikörper gegen eindringende Mikroorganismen, wie es für lebende Systeme typisch ist. Diese fehlen unbefruchteten Eiern.

Aristoteles (384–322 v. Chr.); Brohmer (2006); Bezzel & Prinzinger (1990); Diesselhorst (1965); Eckert (2002); Farner & King (1972); Haeckel (1878, 1903); Harvey (1628, 1651); Guglielmo (1737); Premuda (1957); Podulka et al. (2004); Remane et al. (1985); Silbernagl & Despopoulos (2012); Wolters (1982); http://physiologie.cc/VI.5.htm#RLS; https://www.biologie-seite.de/Biologie/Herz

#### 3 Wo liegt das Herz?

Von der Metapher zur Biologie mit einer einfachen Frage: Liegt das Vogelherz am rechten Platz? Das Säugerherz liegt links. Beim Vogel liegt das Herz hingegen mittig auf dem Brustbein zwischen den Leberlappen, die in der Abb. 2 weggelassen wurden. Im Vergleich zur starren Vogellunge, die unbeweglich zwischen den Rippen liegt, ist es sehr groß. Man findet kein Zwerchfell zwischen Brust- und Bauchraum, was wegen der Ventilation der Lunge durch Luftsäcke nicht notwendig ist. Beim Säuger ventiliert sich die elastische Lunge selbst, weshalb sie ihr Volumen verändern kann: Lungenkompliance.

Man weiß heute, dass sich das Herz in der Embryogenese aus einem Gefäßschlauch entwickelt, der sich später in eine Schlaufe legt. Dieser kann nach rechts oder links ausgelegt sein. Für diese Krümmung ist die Konzentration von Vitamin A wichtig. Bei der "richtigen" Menge entsteht eine Rechtswindung, bei zu viel

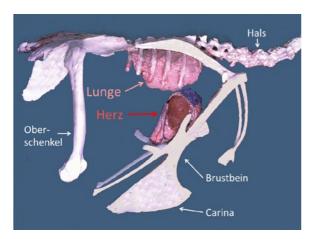


Abb. 2: Korrosionspräparat (Längsskelettotopie) eines Huhnes: Außer Herz und Lunge sind andere innere Organe wegretuschiert (verändert nach Ruberte et al. 2001). – Corrosion preparation (longitudinal skeletal atopy) of a chicken: Apart from the heart and lungs, other internal organs have been retouched (after Ruberte et al. 2001).



**Abb. 3:** Die Herzkrümmung (links oder rechts) des Herzschlauches in der frühen Embryogenese ist Vitamin A-abhängig (s. Text). – The cardiac curvature (left or right) of the heart tube in early embryogenesis is vitamin A dependent.

eine Linkswindung (Abb. 3). Beim Menschen kann das Herz übrigens ausnahmsweise auch auf der falschen Seite, also rechts liegen.

Goodrich (1930); Kaupp (1918); König & Liebich (2001); Meijler & Meijler (2011); Romer & Parsons (1983, 1991); Ruberte et al. (2001); Salomon et al. (2015); Storch & Welsch (2005); Westheide & Rieger (2015)

## 4 Herzgröße und Körpermasse

Eigene Daten von 77 Vogelarten aus 15 Vogelordnungen an 360 Individuen decken das gesamte Massenspektrum vom größten Vogel Strauß *Struthio camelus* (100 bis 150 kg) bis hin zum kleinsten Vogel, der Bienenelfe *Mellisuga helenae* (bis 1,8 g) ab. Dabei sind auch seltene Arten wie Kiwi *Apteryx* spec. oder Pinguine *Spheniscus*  spec. Von den zum Vergleich herangezogenen Säugern haben wir eigene Daten vom Elefanten *Loxodonta africana* (ca. 2 t) bis hinunter zur Etrusker-Spitzmaus *Suncus etruscus* und Mückenfledermaus *Pipistrellus pygmaeus*: Die beiden letzteren Arten gehören mit 3 bis 5 g zu den kleinsten Säugetieren der Erde.

Die absolute Herzmasse korreliert klar mit der Körpermasse (Abb. 4). Im doppelt logarithmischen Maßstab ergibt sich eine hoch sicherbare lineare Abhängigkeit. Danach ist die Herzmasse mit der vierten Wurzel der Körpermasse M korreliert (a × M<sup>0,25</sup>). Das bedeutet, dass eine Versechsfachung der Körpermasse zu einer Verdopplung der Herzmasse führt. Dies gilt für Säuger in gleichem Maße. Das Herz ist bei ihnen aber nur rund halb so groß! Die Steigung der Gleichung (a) beträgt also die Hälfte des Vogelwertes.

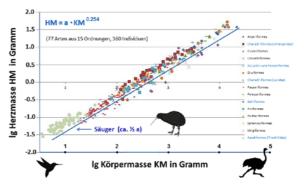


Abb. 4: Allometrie (doppeltlogarithmische Darstellung) der Körpermasse von Vögeln und Säugern (blaue Linie): Verschiedene Vogel-Ordnungen sind verschiedenfarbig dargestellt. Beide Tiergruppen haben den gleichen Regressionsexponenten (parallele Linien). – Allometry (double-logarithmic representation) of the body mass of birds and mammals (blue line): Different bird orders are shown in different colours. Both animal groups have the same regression exponent (parallel lines).

Die relative Herzmasse der Reptilien beträgt ein Viertel der von Vögeln. Vögel werden hinsichtlich ihrer relativen "Großherzigkeit" also von keiner anderen Tiergruppe überboten!

Je schwerer die Vögel, umso geringer wird die relative Herzmasse (Tab. 1). Das wird besonders bei den Kolibris

**Tab. 1:** Relative Herzmasse in den verschiedenen Größenklassen der Vögel. – *Relative heart mass in the different mass classes of birds* 

Bereich der Körpermasse [g]	durchschnittliche Herzmasse [%]
1-0	2,5
10-250	1,3
250-500	1,1
über 500	1-0,9

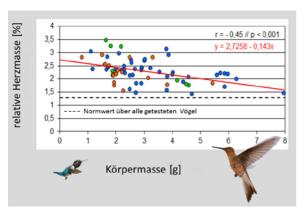


Abb. 5: Relative Herzmasse [%] in Abhängigkeit von der Körpermasse bei 27 Kolibriarten, von der größten (10 g) bis zur kleinsten (1,8 g) vorkommenden Art. – Relative heart mass HM [%] as a function of body mass KM in 27 species of hummingbirds, from the largest (10 g) to the smallest (1.8 g) occurring species.

(Körpermasse 1,8 bis 10 g) deutlich, deren Wert liegt zwischen 2,5 bis 3,5 % (Abb. 5). Die lineare Beziehung von Herzmasse HM und Körpermasse KM lautet für sie:  $HM = 2,73 - 0,143 \times KM$ 

Für Vögel und Säuger gilt zudem die Hesse'sche Herz-Masse-Regel: Die relative Herz-Masse ist danach in kälteren Regionen größer. Am Bsp. des Haussperlings *Passer domesticus* sieht das so aus:

Stuttgart (48° 47′ N) 1,3 %
Hamburg (53° 30′ N) 1,4 %
St. Petersburg (59° 56′ N) 1,6 %

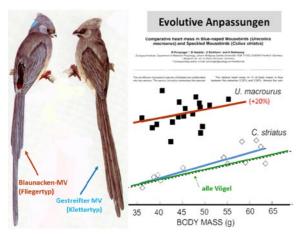


Abb. 6: Vergleich der relativen Herzmassen bei zwei Mausvogelgattungen (aus Prinzinger et al. 1992). – Comparison of the relative heart masses in two mouse bird species: The more flying U. macrourus from the genus of the narrow-tailed mousebirds has a 20 % larger heart than the more climbing C. striatus from the genus of the broad-tailed mousebirds (from Prinzinger et al. 1992).

Neben der Körpermasse können andere Faktoren einen wesentlichen Anteil an der relativen Herzgröße haben. Dies lässt sich gut an Mausvögeln (Coliiformes) zeigen, wo es sowohl mehr fliegende als auch mehr kletternde Vertreter bei sonst quasi identischer Körperform und Körpermasse gibt. Der mehr fliegende Blaunackenmausvogel *Urocolius macrourus* aus der Gattung der Schmalschwanzmausvögel *Urocolius* hat ein 20 % größeres Herz als der mehr kletternde Gestreifte Mausvogel (*Colius striatus*) aus der Gattung der Breitschwanzmausvögel *Colius* (Abb. 6), wobei *Colius* mehr dem Standardtyp der Vögel entspricht.

### 5 Geschlechtsspezifische Differenzierung

Der Vergleich beider Geschlechter zeigt, dass es bei Vögeln keine Unterschiede in der relativen Herzgröße gibt (Abb. 7). Für Männchen lautet die exponentielle Regression (x = Körpermasse; y = relative Herzmasse): log y = 0,35 - 0,12 × log x; n = 141); für Weibchen log y = 0,35 - 0,13 × log x; n = 91); für beide zusammen log y = 0,355 - 0,126 × log x). Für den Menschen (Säuger) gilt massenbereinigt dasselbe und ist schon lange bekannt.

Alshuler & Dudley (2002); Baldwin & Kendeigh (1938); Brush (1966); Buddenbrock (1967); Burton & Smith (1967); Clark (1927); Drabek (1988, 1997); Goldschmid (1924); Goodrich (1930); Grober (1908); Hartmann (1954, 1955); Healy & Calder (2006); Johnston & Williamson (1960); Kaufmann (1922); Kaupp (1918); Kern (1926); Löer (1911); Mönckeberg (1924); Moyes & Schulte (2008); Norris & Williamson (1955); Prinzinger (2013); Prinzinger et al. (1992a, 1992b, 2003; Prinzinger et al. (1992a, 2003

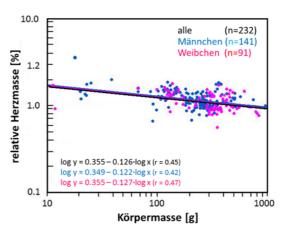


Abb. 7: Der Vergleich beider Geschlechter zeigt, dass es bei Vögeln keine geschlechtsspezifischen Unterschiede in der relativen Herzgröße gibt (aus Prinzinger 2020). – The comparison of both sexes shows that there are no genderspecific differences in relative heart size in birds. (from Prinzinger 2020.)

zinger (2020); Romer & Parsons (1983, 1991); Sapir & Dudley (2012); Skutch & Singer (1973); Stahl (1965); Straub et al. (2002); Suarez (1992); Tadjalli et al. (2009); Thorel (1915); Tobalske et al. (2007, 2010); Videler (2005); Viscor (1986); Viscor et al. (1985); Warrick et al. (2005); Welch & Suarez (2007); Welch et al. (2014); West & Brown (2005); Williamson & Norris (1958)

### 6 Altersaspekte

#### 6.1 Embryonalentwicklung:

Herzmasse und Blutvolumen hängen eng zusammen. Das zeigt sich schon während der Embryogenese deutlich (Abb. 8). In doppelt logarhythmischer Darstellung ergibt sich in etwa eine Gerade. Bei erwachsenen Tieren unterscheiden sich Vögel und Säugern nicht. Der Wert für das Blutvolumen liegt bei 7,8 bis 9,2 ml pro 100 g Körpermasse und damit im gleichen Bereich wie bei Säugern. Extremwerte gehen bis 13 %. Einige Beispiele: Ente *Anas platyrhynchos* 10,2; Haus-Hahn 9,0 *Gallus domesticus*; Haus-Huhn 7,0; Taube *Columba livia* f. *domestica* 7.8.

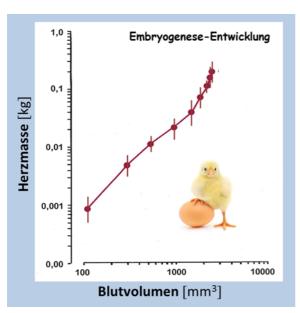


Abb. 8: Die Embryonal-Entwicklung von Blutmenge und Herzmasse beim Huhn Gallus domesticus (aus Romanoff 1960). – The embryonic development of blood volume and heart mass in the chicken Gallus domesticus (from Romanoff 1960).

#### 6.2 Postnatales Alter(n):

Mit dem Alter nimmt nicht nur die Herzmasse ab, sondern es verändert sich, wie beim Menschen (Säuger), auch die Farbe des Herzens. Dies kommt durch die Einlagerung des braunvioletten Alterspigmentes "Lipofuscin" in die Herzmuskelzellen zustande (0,6 % pro Lebensjahrzehnt), was einen Indikator für das physiologische Alter des Herzens abgibt, da diese Ablagerung



Abb. 9: Alterserscheinungen beim Vogelherzen. Links unten: Zunahme des Alterspigmentes Lipofuscin im Herzmuskel beim Mensch: Rechts: Straußenherzen 1- (unten) bzw. 8-jährig (oben): Das ältere ist durch mehr Lipofuscin dunkler gefärbt. – Aging effect in the heart of birds. Bottom left: Increase of the age pigment lipofuscin in the human heart muscle: Right: Ostrich hearts 1- (below) and 8- years old (above): The older one is darker due to a higher lipofuscinconcentration.

kontinuierlich und leistungsabhängig verläuft. Sportlerherzen haben deshalb wesentlich höhere Mengen inkorporiert als Menschen, die keinen oder wenig Sport treiben. Bei Geburt ist der Wert gleich Null.

Lipofuscin ist quasi die Stoffwechselablagerung von Lysosomen (Zellorganellen, die Polymere in Monomere abbauen): Bei Ratten fand man, dass bis zu 25 % des Herzzellen-Volumens durch dieses Pigment eingenommen wurde (normal 10–15 %). Anhand seiner Dunkelfärbung kann man relativ gut das physiologische Alter des Herzens abschätzen (Abb. 9).

Aubert (2004); Bezzel & Prinzinger (1990); Goodrich (1930); Ringer & Rood (1959); Romanoff (1960); Jung (2007); Prinzinger & Haupt (2009); Prinzinger (1996)

## 7 Wenn das Blut das Herz verlässt: Aortensysteme

In der Ausprägung der vom Herz abgehenden Arterien gibt es bei Vögeln eine große Vielfalt. Die wichtigsten zeigt Abb. 10.

Viele Vögel mit Doppelcarotiden haben ein sogenanntes Intercarotid (Anastomosis intercarotica). Solche Intercarotiden fehlen beim Menschen und anderen Säugern! Diese Anastomose verbindet – soweit vorhanden – die beiden Karotiden (Arteria carotis communis) miteinander und verhindert, dass der Blutfluss stockt, wenn eine Karotide durch starkes Drehen des Kopfes kurzfristig behindert oder blockiert wird. Sie wurde nur in der Unterordnung der suboscinen Tyrannen (Schreivögel; Tyranni), nicht gefunden. Drei Typen werden unterschieden (Abb. 11): Typ H ist ein transversales

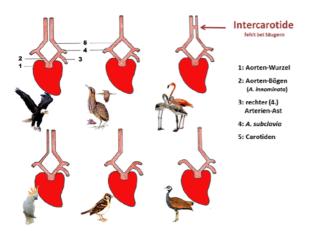
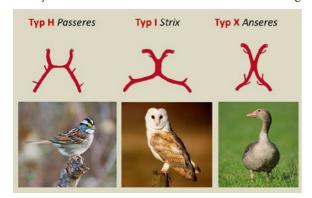


Abb. 10: Die verschiedenen Aortensysteme bei Vögeln (nach Glenny 1940): Von links nach rechts: Seeadler Haliaeetus albicilla (bei Vögeln vorherrschend), Botaurus/Butorides (Dommeln), Phoenicopterus (Flamingos), Cacatua sulphurea (Kakadus), Passeres (Sperlingsvögel), Eupodotis (Trappen). 1: Aortenwurzel, 2: Aortenbögen 3: rechter 4. Arterienast, 4: Arteria subclavia und 5: Carotiden: Der Pfeil zeigt auf das bei Säugern fehlende Intercarotid (s. Abb. 11). - The different aortic systems in birds (nach Glenny 1940): From left to right: White-tailed Sea Eagle Haliaeetus albicilla (predominant in birds), Botaurus/Butorides (Bittern), Phoenicopterus (Flamingos), Cacatua sulphurea (Cockatoos), Passeres (Songbirds), Eupodotis (Bustards). 1: Aortic root, 2: Aortic arches 3: right 4th arterial branch, 4: Arteria subclavia and 5: Carotids: The arrow points to the intercarotid missing in mammals (see fig. 11).

Gefäß unterschiedlicher Länge und typisch für Sperlingsvögel (Passeres); beim Typ X (Anseres) kommunizieren die Karotiden Seite an Seite; bei I-Typ (*Strix*) verschmelzen beide Karotiden zu einem gemeinsamen Gefäß mit z. T. beträchtlicher Länge. I und X sind charakteristisch für Vögel, die ihren Kopf sehr weit drehen können (*Strix* steht für Eule, Anseres für Gans).

Eine andere direkte Verbindung (Kurzschluss) zweier Blutsysteme ist das "Foramen ovale", eine Öffnung



**Abb. 11:** Die drei verschiedenen Typen intercarotider Anastomosen (Anastomosis intercarotica) bei Vögeln. – *The three different types of intercarotid anastomoses (Anastomosis intercarotica) in birds.* 

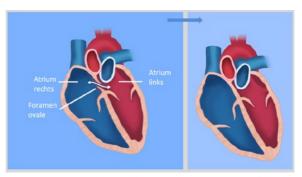


Abb. 12: Lage und Verschluss des "Foramen ovale" in der Embryonalentwicklung (nach verywellhealth.com verändert. – Position and closure of the "Foramen ovale" during embryonic development (after verywellhealth.com).

zwischen den beiden Vorhöfen (Abb. 12). Das ist bereits seit dem 16. Jahrhundert bekannt. Über das Foramen wird der Lungenkreislauf umgangen (kurzgeschlossen), der in der (frühen) Embryonalentwicklung nicht notwendig ist, da hier die Atmung nicht über die Lungen erfolgt. Bei Säugern wird das Foramen erst mit bzw. nach der Geburt (normalerweise in den ersten Lebenstagen oder -wochen) geschlossen, wenn die Lungenatmung einsetzt. Trotzdem ist bei bis zu 25 % der erwachsenen Menschen dieses Loch nicht komplett verschlossen. Das verursacht keine größeren Probleme, solange die Restöffnung klein bleibt. Beim Herzen der Vögel sieht das anders aus: Sie atmen schon in der Endphase (ca. letztes Drittel) der Embryonalentwicklung in der Plateauphase des Stoffwechsels über die Luftblase im Ei durch die Lunge. Bei ihnen ist das Foramen deshalb schon beim Schlüpfen und auch später völlig verschlossen.

Baumel & Gerchmann (1968); Baumel (1967); Bezzel & Prinzinger (1990); König & Liebich (2001); Bauriedel et al. (2003); Farner & King (1972), Gerabek et al. (2005); Glenny (1940, 1943, 1955); Jones & Johansen (1972); König & Liebich (2001); Penzlin (2009); Prinzinger (2013, 2020); Ruberte et al. (2001); Straub et al. (2002); Westheide & Rieger (2015)

#### 8 Thymusdrüse

Deutliche Unterschiede zwischen Vögeln und Säugern gibt es auch in Lage, Größe und Organisation der herzassoziierten Thymusdrüse. Beim Säuger ist sie ein kompaktes, direkt dem Herzen aufsitzendes Organ. Beim Vogel ist sie hingegen in mehreren Einzeldrüsen entlang der Halsbasis verteilt (Abb. 13). Diese Drüse, in der die weißen Blutkörperchen u. a. ihre Immunkompetenz bekommen, degeneriert übrigens mit dem Alter zum so genannten retrosternalen Fettkörper, aus dessen Größe Pathologen auf das Alter auch schon stark verwester Leichen schließen können, da Fett nur langsam zerfällt. Ob dies bei Vögeln genauso abläuft, ist unbekannt.

Chowdhary (1953); Gille (2008); Jung (1934); Prinzinger (2020); Salomon et al. (2008)

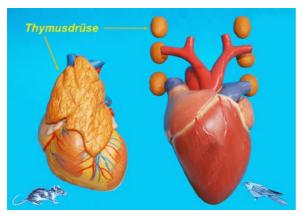


Abb. 13: Vergleichende(r) Bau/Lage der herzassoziierten Thymusdrüse bei Vogel und Säugern. – Comparative structure and position of the heart-associated thymus gland in birds and mammals.

## 9 Warum kann man Vogelherzen nicht brechen? Herzknochen

Brechen kann man nur Knochen. Heißt das, dass Herzknochen bei (manchen) Tieren vorkommen? "Ja" lautet die Antwort. Schon Aristoteles beschreibt solche Herzknochen bei Wiederkäuern. Der Herzknochen der Hirsche, das "Hirschkreuzlein", wurde in früheren Jahrhunderten gegen Herzkrankheiten benutzt, sowohl in der Volksmedizin als auch in der Arzneilehre. Der Hirsch hatte nämlich eine besondere Stellung in der mittelalterlichen Vorstellungswelt und galt als ein Symbol für Jesus Christus.

Herzknochen (Ossa cordis) sind meist zwei kreuzförmige Knochen, die sich bei größeren Paarhufern (Giraffen, Rinder, Schafe, Ziegen, Kamele, Hirsche) und auch Schweinen finden (Abb. 14). Sie sind eine im höheren Alter auftretende Verknöcherung von Bindegewebe (Knorpel) und liegen eingebettet in die Scheidewand zwischen Vor- und Hauptkammern. Bindegewe-

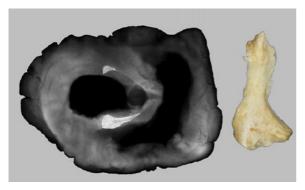


Abb. 14: Röntgenaufnahme des Querschnittes von Abb. 15. Weiß: die Herzknochen; rechts Herzknochen skelettiert (vergrößert). – X-ray of the cross section of Fig. 15. white: the heart bones; on the right heart bone skeletonized.



Abb. 15: Querschnitt durch ein Rinderherz auf Höhe der Ventilebene wie in Abb. 14. Deutlich ist die starke Fettanlagerung erkennbar, die so bei Vögeln nicht vorkommt. – Cross-section through a bovine heart at the level of the valvular plane as in fig. 14: The strong fat accumulation does not occur in birds.

bige Verstärkungen an gleicher Stelle sind zwar auch bei großen Vögeln und dem Menschen bekannt, Verknöcherungen wurden bisher aber nicht gefunden. In diesem Zusammenhang ist noch zu erwähnen, dass bei Vögeln keine so starke "Herzverfettung" zu beobachten ist wie wir sie bei Säugern finden (Abb. 15).

Gerabek et al. (2005); Goehl (2015); König & Lieblich (2001); Nickel et al. (2004); Prinzinger (2013, 2020); Salomon et al. (2005); Tshisuaka (2005)

#### 10 Details zur Zytologie

Der Herzmuskel der Vögel ist im Gegensatz zum Herzmuskel der Säuger innen grobgewebig (schwammförmig) aufgebaut. Dadurch ergibt sich eine sehr gute "innere" Durchblutung, sodass viele große, äußere Kranzgefäße nicht notwendig sind und dadurch die Gefahr eines Herzinfarkts durch Coronarverstopfung gering ist (Abb. 16).

Wie bei allen anderen Wirbeltieren besteht die Muskulatur der Vögel aus einzelnen Muskelzellen. Man unterscheidet allgemein drei Typen (Abb. 17):

Die glatte Muskulatur (entstammt dem Ektoderm, siehe Kasten) besteht aus länglichen, spindelförmigen Zellen. Gesteuert werden diese Muskelzellen unwillkürlich hauptsächlich durch Hormone. Uterus, Blut- und Lymphgefäße, Harnblase, Harnleiter sowie einige Hohlorgane haben diese Muskelzellen (Eingeweidemuskulatur). Merkmale sind große Ausdauer und die relative Langsamkeit bei der Kontraktion. Sie sind zudem extrem flexibel und dehnbar (vgl. Wursthaut).

Die **quergestreifte Muskelzelle** entstammt dem Mesoderm. Viele Zellen verschmelzen (Synzytium) zu

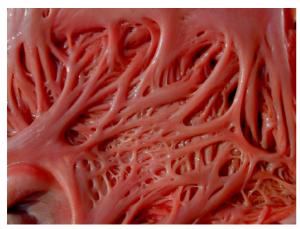


Abb. 16: Innenansicht der Vorkammermuskulatur beim Vogel. – Interior view of the atrium musculature of the bird.

parallel liegenden quergestreiften Muskelfasern. Diese sind in Längsrichtung eng verzahnt und damit besonders zugstabil, aber nicht querstabil (vgl. Namen "Faser"). Ihre Kontraktionen werden willkürlich, neuronal gesteuert. Quergestreifte Muskelfasern sind (nur) im Bewegungsapparat als Skelettmuskulatur zu finden. Die Querstreifung ist die Folge überlappender Myofibrillen innerhalb der Zelle (Abb. 17).

Bei den Skelettmuskelfasern kann man noch zwischen roten und weißen Muskelfasern unterscheiden: Die roten Muskelfasern, die auch tonische Fasern genannt werden, enthalten einen hohen Anteil an rotem Myoglobin, das vor allem als Sauerstoffspeicher dient. Auch die Anzahl der Mitochondrien ist im Vergleich zu den weißen Muskelfasern deutlich höher. Die Mitochondrien stellen vor allem die Zellatmung sicher. Die roten Muskelzellen sind vor allem in Muskeln enthalten, die eine Dauerleistung erbringen müssen. Bei den weißen Muskelfasern ist die Anzahl der Mitochondrien deutlich geringer als bei den roten Zellen. Sie haben in der Zellfüssigkeit (Zytoplasma oder Sarkoplasma) eine hohe Anzahl von Enzymen der Glykolyse und der Glykogenolyse. In diesen Zellen wird Glukose abgebaut und in Energie umgesetzt. Die weißen Muskelfasern zeichnen sich durch eine hohe Kontraktionsgeschwindigkeit und eine kräftige Kontraktion aus. Für Dauerleistungen sind diese Fasern jedoch nicht geeignet.

Die ebenfalls mesodermalen Herzmuskelzellen (Kardiomyozyten). Sie sind mit den quergestreiften Muskelfasern verwandt, bestehen aber aus Einzelzellen die sich verzweigt aufbauen. Über sogenannte Glanzstreifen (Disci intercalares) bzw. "Gap junctions" ist eine Herzmuskelzelle mit einer Vielzahl von Nachbarzellen verbunden. Sie sind dadurch sowohl längs- als auch querstabil.

Kardiomyozyten weisen z. T. ähnliche Eigenschaften wie die glatte Muskulatur auf: Markantes Merkmal ist

Als Keimblätter bezeichnet man in der Entwicklungsbiologie der Gewebetiere die verschiedenen Zellschichten, die bei der ersten Differenzierung eines Embryos entstehen und aus denen sich anschließend unterschiedliche Strukturen, Gewebe und Organe entwickeln. Die sogenannten bilateralsymmetrischen Tiere sind triploblastisch, d. h., sie bilden drei Keimblätter aus: Entoderm (Innenschicht), Mesoderm (Mittelschicht) und Ektoderm (Außenschicht).

die sehr geringe Ermüdbarkeit dieser Zellen. Ihre Steuerung erfolgt primär myogen, d. h., aus der Muskelzelle selbst, wobei zusätzlich eine ebenfalls unwillkürliche externe, neuronale und hormonale Beeinflussung stattfindet. Spezielle, übergeordnete Erregungszentren (Sinusknoten, AV-Knoten) bestehen aus spezialisierten Muskelzellen und unterscheiden sich in Bau und Funktion z. T. erheblich von der Arbeitsmuskulatur, was hier aber nicht im Detail dargestellt werden soll.

Im Detail unterscheiden sich die Kardiomyozyten von Vogel und Säuger deutlich voneinander (Abb. 18): Die aviären Myozyten sind im Vergleich zum Säuger deutlich kleiner und untereinander geringer verzahnt. Zudem finden wir weniger Mitochondrien und weniger Myofibrillen pro Zelle. Dass die aviären Myokardzellen kleiner sind, bringt den Vorteil, dass sie besser mit Sauerstoff versorgt werden und eine höhere Kapillardichte aufweisen können. Alle Kardiomyozyten sind wie die Skelettmuskelzellen postmitotisch, können sich also nicht mehr teilen (s. u.).

Kurz muss noch erwähnt werden, dass die roten Blutkörperchen (Erythrozyten) der Vögel im Gegensatz zu denen der Säuger kernhaltig sind.

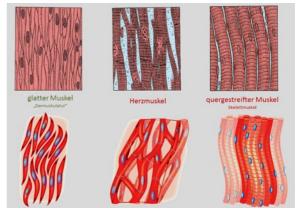


Abb. 17: Morphologie der drei verschiedenen Muskeltypen (Darm-, Skelett-, Herz-), die bei Vögeln und Säugern vorkommen. – In birds and mammals one finds three types of muscle: skeletal or striated, cardiac, and smooth. Cardiac and smooth muscles contract without conscious thought and are termed involuntary, whereas the skeletal muscles contract upon command.

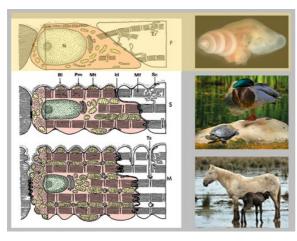


Abb. 18: Schematische Darstellung der Ultrastruktur der drei grundlegenden Typen von Wirbeltiermyokardzellen. P = primitiver oder embryonaler Typ, S = Sauropsidentyp, M = Säugertyp (ventrikulär). Vorhof-Myofasern von Säugetieren können auch zum S-Typ gehören. Auf der linken Seite jeder Faser sind Querschnitte von zwei gegenüberliegenden Zellen dargestellt. Im rechten Fasersegment, das als Längsschnitt gezeichnet ist, sind Mitochondrien nicht enthalten, um die tubuläre Struktur besser darzustellen. Granula wie Glykogen und freie Ribosomen sowie gelöstes Myoglobin sind ebenfalls weggelassen. Grundlegende Strukturbauteile sind wie folgt gekennzeichnet: Bl= Kellerlamelle, Er = sarkoplasmatisches oder endoplasmatisches Retikulum, G = Golgi-Komplex, Id = eingelagerte Bandscheibe, Mf = Myofibrillen, Mt = Mitochondrien, N = Kern, Pm = Plasmamembran, Sc = spezielles Segment des sarkoplasmatischen Retikulums in enger Verbindung mit der Plasmamembran, Ts = transversales Rohrsystem. Abbildung ergänzt und verändert aus Hirakow (1970). - Schematic representation of the ultrastructure of the three basic types of vertebrate myocardial cells. P = primitiveor embryonic type, S = sauropsid type, M = mammalian type (ventricular). Mammalian atrial myofibres may also belong to the S-type. On the left side of each fiber, cross sections of two opposite cells are shown. The right fibre segment, which is drawn as a longitudinal section, does not contain mitochondria to better represent the tubular structure. Granules such as glycogen and free ribosomes and dissolved myoglobin are also omitted. Basic structural components are marked as follows: Bl = cellularlamella, Er = sarcoplasmic or endoplasmic reticulum, G = Golgicomplex, Id = intervertebral disc, Mf = myofibrils, Mt = mitochondria, N = nucleus, Pm = plasma membrane, Sc =special segment of the sarcoplasmic reticulum in close connection with the plasma membrane, Ts = transverse tubular system. Figure supplemented and modified from Hirakow (1970).

**Abb. 19:** Die unterschiedliche Teilungsfähigkeit von verschiedenen Muskel- und Nervenzellen (Erläuterung s. Text) und ihre Keimblattzugehörigkeit (Prinzinger 2020). – *The different ability of different muscle and nerve cells to divide and their affiliation to the different cotyledons (Prinzinger 2020).* 

## 11 (Muskel)zellen unterscheiden sich im Teilungsvermögen

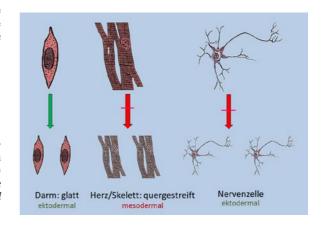
Glatte Muskelzellen entstammen dem Ektoderm und können sich zeitlebens teilen und so z.B. Verluste ausgleichen. Die Anzahl der möglichen Teilungen im Verlauf des Lebens/der Entwicklung ist allerdings nicht unendlich, sondern über die sogenannte Hayflick-Zahl definiert!

Die quergestreiften Muskelzellen (Herz, Skelett) entstammen dem mittleren Keimblatt (mesodermal) und können sich postnatal nicht mehr teilen: Es gibt keinen Herzkrebs und keinen Oberschenkel-Tumor. Wenn es dort zu Wucherungen kommt, sind dies Begleitzellen. Kardiomyozyten sind ausdifferenziert und neben ihrem verzweigten Bau auch bzgl. ihrer Aktionspotenziale so spezialisiert, dass exakter Ersatz nicht möglich ist (s. u.).

Ein Wachstum der quergestreiften Myozyten ist nur über Vergrößerung der Einzelzellen durch Einlagerung von zusätzlichen Myofibrillen möglich. Verluste, z. B. durch Verletzungen, können zwar heilen, die verloren gegangenen Myozyten aber nicht mehr ersetzt werden. An ihrer Stelle findet man stattdessen höchstens Bindegewebszellen. Abgestorbene Herzinfarktbereiche bleiben so zeitlebens ohne funktionellen Ersatz. Das gilt auch für die Skelettmuskulatur (Abb. 19).

Hier bietet sich ein Vergleich mit Nervenzellen an: Sie sind so kompliziert gebaut und untereinander verschaltet, dass aus diesen Gründen eine Teilung schon in früher Embryogenese nicht mehr möglich ist. Auch hier sind Verluste deshalb nicht mehr zu kompensieren, was jeder bei einem Schlaganfall beobachten kann. Auftretende Hirntumore sind Wucherungen von Begleitzellen. Details dazu finden sich z. B. in https://www.krebsinformationsdienst.de/tumorarten/weitere-tumorarten/hirntumoren.php und Zimmermann 2018.

Anderson & Finlayson (1976); Bergmann et al. (2009); Hirakow (1970); Hoyl (1983); Kent (1987); Maxintosh et al. (2006); Patten (1948); Prinzinger (2020); Slautterback (1965); Sommer & Johnson (1969); Sommer & Steere (1969)



#### 12 Wachstumsfragen

Bezogen auf die im vorangegangenen Abschnitt dargestellte Teilungsunfähigkeit adulter Skelett- und Herzmuskelzellen wird jetzt jeder zu Recht sagen, dass man sich Muskelmasse und Herzgröße doch adaptiv antrainieren kann. Das stimmt! Das normale Herz eines Erwachsenen wiegt mit 300 g rund das 15-fache der Geburtsmasse (rund 20 g): Ausdauertraining kann zusätzlich zu einer gravierenden Vergrößerung führen. Das Herz kann dann das 25-fache der Geburtsmasse ausmachen (Abb. 20). Da das oben Gesagte dennoch gilt, muss es einen anderen Wachstumsweg für die Myozyten geben. Dieser erfolgt - wie bereits erwähnt - durch Einlagerung von mehr Myofibrillen, also den kontraktilen Elementen der Zelle und nicht durch Vermehrung der Zellen selbst. Dabei bleibt allerdings die Anzahl der den Muskel versorgenden Kapillaren pro Zellzahl bzw. Muskelvolumen gleich und dadurch besteht immer die Gefahr der Blut-Mangelversorgung der Kardiomyozyten, da diese immer größer werden und die Strecke des rein über Diffusion und nicht (mehr) über Blutgefäße versorgten Gewebebereiches immer größer wird. Unter Belastung kann es deshalb schnell zu einer Unterversorgung kommen und der Herzinfarkt ist deshalb eine häufige (die häufigste?) Todesursache bei "großherzigen" Leistungssportlern.

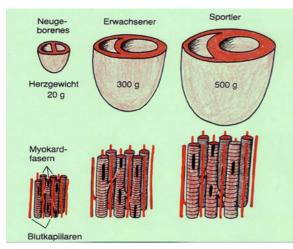


Abb. 20: Altersabhängige Veränderung der Herzgröße und Kapillarisierung der Myozyten beim Menschen. Letztere ändern sich nicht. – Age-dependent change in heart size and capillarisation of myocytes in humans. The latter do not change.

## 13 Unterschiedliche Kapillardichte bei Vögeln: Die Evolution passt an spezielle Anforderungen an

Dort wo bei Vögeln per se höhere Herzleistungen gefordert sind und damit eine höhere Kapillardichte erforderlich ist, wird diese bereits in der Grundausstattung angelegt. Dies zeigen drei Vogel-Beispiele, wo die

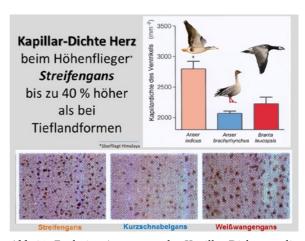


Abb. 21: Evolutive Anpassung der Kapillar-Dichte an die Leistungsanforderungen des Vogelherzens (Näheres s. Text). – Evolutive adaptation of capillary density to the performance requirements of the bird heart.

über den Himalaya fliegende Streifengans Anser indicus mit im Mittel 2.800 Kapillaren pro mm² Querschnitt eine im Vergleich zu den Tieflandformen Kurzschnabelgans Anser brachyrhynchus (2.000) und Weißwangengans Branta lecucopsis (2.250) eine bis zu 40 % höhere Kapillardichte aufweist (Abb. 21). Eine adaptive Änderung ist wie bei den Säugern nicht bekannt.

Dunson (1965); Laughlin et al. (1976); Prinzinger (1996, 2020)

# 14 Ein Vogelherz im Menschen! Gibt es eine Xenotransplantation?

2018 warteten 12.000 Menschen in Deutschland auf ein Spenderherz. Nur 318 fanden einen Spender. Man versucht seit langem, für Xeno-Herztransplantationen (siehe Kasten) Schweineherzen zu benutzen, die bzgl. Bau und Größe zum Menschen "passen" würden. Sie werden allerdings vom Immunsystem des Körpers heftig abgestoßen, was an der Ausprägung eines vaskulären sogenannten Epitops (siehe Kasten) mit dem Kurz-Namen "aGal" liegt, das außer bei Mensch und Altwelt-

Bei einer Xenotransplantation (griechisch  $\xi$ évo $\varsigma$ , xénos: "Fremder, Fremdes, fremd") handelt es sich um die Übertragung von lebens- und funktionstüchtigen Zellen oder Zellverbänden (einschließlich ganzer Organe oder Körperteile) zwischen verschiedenen Spezies (z. B. vom Schwein oder Affen auf den Menschen). Bis heute sind ganze Organ-Xenotransplantationen beim Menschen nicht möglich, aber Thema vieler Untersuchungen. Organteile (z. B. Herzklappen) können dagegen nach immunologischer Vorbehandlung genutzt werden

Ein Epitop (griech. ἐπί – epi "bei, auf" und τόπος – topos "Ort") ist ein Oberflächen-Molekül, gegen welches das körpereigene Abwehrsystem adaptiv einen spezifischen Antikörper bildet oder das T-Zell-Rezeptoren spezifisch bindet. Normalerweise sind Epitope Proteine bzw. Proteide. Die Träger der Epitope nennt man Antigene. Ein einzelnes Antigen, wie das Membranprotein einer Zelle (im Beispiel eine Herzzelle) oder eines Bakteriums, trägt zahlreiche verschiedene, art- bzw. individualspezifische Epitope. Gegen jedes einzelne dieser Epitope kann unabhängig voneinander ein spezifischer Antikörper oder eine spezifische T-Zelle gebildet werden.

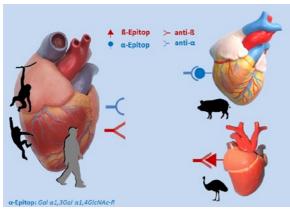


Abb. 22: Das Schwein hat das Epitop αGal gegen das der Mensch ein Antigen hat. Vögel haben kein αGal, aber ein und schienen deshalb für eine Epitop Xenotransplantation geeignet. Es zeigte sich aber, dass Menschen auch ein anti-βGal aufweisen. Man muss beachten, dass in der Grafik aus Gründen der Anschaulichkeit die Epitope auf der Herzoberfläche gezeigt werden. In Wirklichkeit liegen sie auf dem innen auskleidenden Endothel des kardiovaskulären Systems. Nach Huai et al. 2016; Tadjalli et al. 2009; Taniguchi et al. 1996. - The pig has the epitope αGal against which humans have an antigen. Birds do not have an  $\alpha$ Gal, but a  $\beta$ Gal epitope and therefore seemed suitable for xenotransplantation. However, it turned out that humans also have an anti-βGal epitope. It should be noted that for the sake of clarity the epitopes are shown on the heart surface in the graph. In reality, they are located on the endothelium of the cardiovascular system that lines the inside of the heart. After Huai et al. 2016; Tadjalli et al. 2009; Taniguchi et al. 1996.

affen (Schimpanse, Gorilla, Orang-Utan) bei allen Säugetieren vorkommt (Abb. 22).

Vögel exprimieren das  $\alpha$ Gal-Epitop ebenfalls nicht, sondern ("nur") ein  $\beta$ Gal-Epitop. Deshalb wurde vermutet, dass Vogelherzen vom menschlichen Immunsystem nicht angegriffen werden und daher keine Abstoßungsreaktion stattfinden würde. Zwar wurde nachgewiesen, dass menschliche Anti-Emu-Herz-Endothel-Epitope keine Anti- $\alpha$ Gal-Antikörper sind, dass das

menschliche Plasma in Kultur dennoch zytotoxisch sowohl auf Straußen- als auch auf Emu-Aorten-Endothelzellen wirkt. In vivo oder ex vivo Hämoperfusion von größenmäßig zum Menschen passenden Emu- Dromaius novaehollandiae und Straußenherzen durch Pavianblut führte zu histopathologischen Merkmalen der hyperakuten Abstoßung, die interessanterweise beim Strauß-, aber nicht beim Emu-Herzen zu sehen waren. Es ist also so, dass im Säugerplasma offensichtlich auch bestimmte anti-βGal-Körper vorhanden sind und die genannten Vogelherzen deshalb keinen Vorteil gegenüber dem Schwein als Organspender für den Menschen bieten. Anatomische, histologische, physiologische und immunologisch artspezifische Unterschiede machen die Laufvogelherzen zusätzlich ungeeignet für die Transplantation in den Menschen. Zusätzlich zu erwähnen ist in diesem Zusammenhang, dass es nicht nur die genannten αGal- und βGal-Epitope gibt, sondern hunderte verschiedene andere, die man noch nicht genau kennt, womit man die schwierigen Antikörper-Reaktionen erklären könnte.

Die genaue Kenntnis der Synthese, Struktur und Wechselwirkung der verschiedenen Epitope verdankt man u. a. auch der Krebsforschung. Hier geht es um die Entwicklung spezifischer Antikörper für die auf Krebszellen vorkommenden spezfischen Epitope. Auch die "Kronenzacken" der Coronaviren kann man im weitesten Sinne in diese spezielle Oberflächenstrukturen eingliedern.

## 15 Die Elektrophysiologie des Herzens

Untersuchungen zur Elektrophysiologie beginnen schon früh mit Luigi Aloisio Galvani (1737 bis 1798) in Italien. Galvani studierte u. a. Medizin in Bologna, wo er 1759 sein Studium abschloss. Zunächst wollte er die gesamte Physiologie der Vögel bearbeiten, doch beschränkte er sich später auf die Untersuchung ihrer Gehörorgane.

Galvani entdeckte 1780 durch Experimente mit Froschschenkeln die Kontraktion von Muskeln, wenn diese mit einer Spange aus Kupfer und Eisen in Berührung gebracht wurden. Ihm fiel zudem auf, dass ein Froschschenkel, der mit einer Messerklinge in Berührung stand, immer dann zusammenzuckte, wenn Funken entstanden. Das fand auch statt, wenn bei einem Gewitter in der Nähe ein Blitz aufzuckte. Daraus entwickelte er die Idee, dass die Muskeltätigkeit – auch die des Herzens – mit Elektrizität in Zusammenhang steht.

Das geht bis zu den Aktionspotentialen einzelner Myozyten (Abb. 23). Diese unterscheiden sich von der Basis des Herzens bis zur seiner Spitze sehr deutlich. Jede Herzmuskelzelle besitzt ihr eigenes, typisches Aktionspotential. Dabei wird dessen Dauer immer länger und die Kontraktionsfrequenz dadurch immer niedriger. Jeweils übergeordnete Autorhythmie-Zentren speziell differenzierter Herzmuskelzellen synchronisieren das Gesamtherz aber auf eine gemeinsame

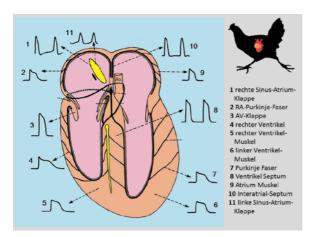


Abb. 23: Das Reizleitungs-(Purkinje-)System des Vogelherzens am Beispiel Huhn/Pute) mit den dazugehörigen transmembranen Aktionspotenzialen der einzelnen Herzbereiche; RV = rechter Ventrikel; LV = linker Ventrikel; A = Atrium, V = Ventrikel. – The conduction- (Purkinje-) system of the avian heart (e.g. chicken/turkey) with the corresponding transmembrane action potentials of the different heart areas; RV = right ventricle; LV = left ventricle; A = atrium, V = ventricle.

Kontraktion, wobei das jeweils Schnellste den Rhythmus aller bestimmt. Diese Zentren sind von der Herzbasis zur Herzspitze: der Sinus-Knoten mit 60–100 pro Minute, der AV-Knoten (40–45), das His'sche Bündel (40–45) und die Purkinje-Fasern (35–40). Dies kann man u. a. durch einfache Versuche, die sogenannten Stanniusschen Ligaturen zwischen den einzelnen Zen-

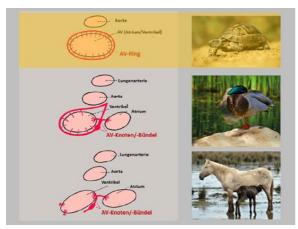


Abb. 24: Verschiedene Ausprägung von atrio-ventrikulären Ringen bei Reptilien, Vögeln und Säugern (Näheres s. Text). – Different expression of atrio-ventricular connections (rings) in reptiles, birds and mammals. Unlike mammals, birds have a so-called atrio-ventricular ring of Purkinje-fibers on the right side of the heart, which extends around the right AV-valve. As a result, the right valve actively contracts in the ventricular systole at an early stage, so that blood can no more flow back before the ventricle has completely contracted.

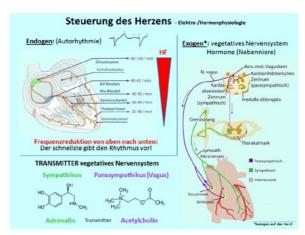


Abb. 25: Die endogene Schlagfrequenz (Autorhythmie) entlang der Herzachse und ihre Beeinflussung durch das vegetative Nervensystem und deren Hormone. Abb. verändert und ergänzt nach http://physiologie.cc/VI.5.htm#RLS). – The different endogenous beat frequencies (autorhythmia) along the heart axis and its influence by the autonomic nervous system and its hormones. Fig. according to http://physiologie.cc/VI.5.htm#RLS); modified and supplemented.

tren sehr schön zeigen, die den Erregungsverlauf von der Basis zur Herzspitze unterbrechen, was schon seit rund 170 Jahren bekannt ist (Abb. 24).

In diesem Zusammenhang ist eine weitere Besonderheit im Herzen der Vögel interessant: Im Gegensatz zu Säugetieren besitzen sie einen sogenannten atrio-ventrikulären Ring aus Purkinje Fasern auf der rechten Seite des Herzens, der sich um die rechte AV-Klappe herum erstreckt. Dadurch zieht sich die rechte Klappe in der ventrikulären Systole schon frühzeitig aktiv zusammen, sodass schon vor der kompletten Kontraktion des Ventrikels kein Blutrückfluss mehr stattfinden kann (Abb. 25).

Neben der durch das Herz selbst erzeugten Erregung (endogene Autorhythmie) und der Weiterleitung des Aktionspotentials wird die Schlagfrequenz zusätzlich durch das vegetative Nervensystem über Neurohormone geregelt (Abb. 25). Dazu gehört u. a. Adrenalin, das auch von der Nebenniere ausgeschüttet wird.

Bei einer Herztransplantation werden die Stränge des vegetativen Nervensystems übrigens durchtrennt und können im Empfänger nicht mehr verbunden werden. Das Herz schlägt also nur in seinem endogenen Grundrhythmus des Spenders!

Cohen & Pitts (1968); Dale & Feldberg (1934); Davies (1930); Didio (1967); Gilbert (1961); Johansen & Reite (1964); Jolly (1910); Jones (1969); Jones & Purves (1970); Jones & Johansen (1972); Jürgens (1909); King et al. (1968); Kisch (1951); Loewi (1921); Lumeeij et al. (1998); Moore (1965); Murphy & Weaver 2018); Prinzinger (2014a, 2014b, 2020); Stannius (1852); http://physiologie.cc/VI.5.htm#RLS

# 16 Die Brustmuskeln: je nach Funktion sind sie unterschiedlich groß und gefärbt

Wir wissen erstaunlich viel über die Physiologie des Vogelherzens. Wie gezeigt, geht das bis zu den Aktionspotentialen der einzelnen Herzbereiche (Herzzellen). Wenn wir allerdings eine einfache Übersicht über die Herzgröße und ihren Bezug der zum Fliegen notwendigen Brustmuskelzusammensetzung suchen, wird es mit der Datenlage eng, obwohl diese Muskeln für einen fliegenden Organismus von erheblicher Bedeutung sind.

Von 358 Individuen aus 75 verschiedenen Arten und 13 Ordnungen kennen wir dazu die entsprechenden Zusammenhänge, von den kleinsten bis zu den größten Kolibris (27 Arten) bis zu den (heute) flugunfähigen "Flachbrustvögeln" ("nicht systematische" Zusammenfassung der Strauße, Nandus, Kiwis und Kasuare).

Zunächst zur grundlegenden Information die Lage und Funktion der einzelnen Brustmuskeln: Abb. 26 zeigt jeweils einen Querschnitt durch eine Ringeltaube Columba palumbus und ein Rotkehlchen Erythacus rubecula in der Höhe der Herzklappen. Neben Herz und Lunge sind die verschiedenen Brustmuskeln, die

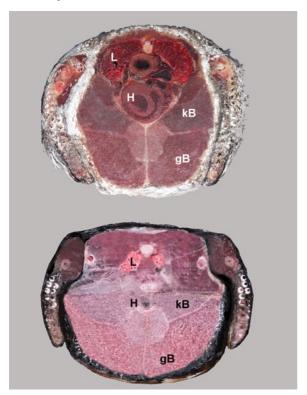


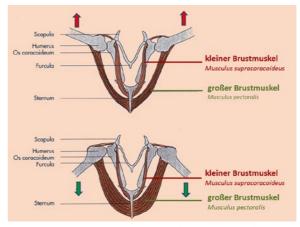
Abb. 26: Querschnitte durch eine Ringeltaube Columba palumbus (oben) und durch ein Rotkehlchen Erythacus rubecula auf Höhe der Ventilebene. Die Größenverhältnisse zueinander entsprechen nicht den natürlichen! – Cross section of a Wood Pigeon Columba palumbus (above) and of a European Robin Erythacus rubecula at the level of the valve plane. Note that the proportions to each other do not correspond to the natural ones!



Abb. 27: Die beiden Brustmuskeln am Beispiel einer Ringeltaube Columba palumbus: Deutlich ist der Unterschied beider Muskeln erkennbar – sowohl hinsichtlich ihrer Färbung als auch hinsichtlich ihrer Größe. – The two pectoral muscles of a Wood Pigeon Columba palumbus: The difference between the two muscles is clearly visible – both in terms of their colour and their size.

am Brustkiel (Carina) des Sternums ansetzen, deutlich zu erkennen. Die Brustmuskulatur ist aus bis zu sechs verschiedenen Muskeln aufgebaut, die durch Faszien deutlich voneinander getrennt sind.

Abb. 27 zeigt die Freipräparation von großen und kleinen Brustmuskeln bei einer Ringeltaube. Sie haben unterschiedliche Aufgaben: Der Kleine Brustmuskel (Musculus supracoracoideus) hebt den Flügel und der Große Brustmuskel (Musculus pectoralis) ist für den Abschlag verantwortlich (Abb. 28): Wie zu erwarten, ist der *pectoralis* der größere. Sowohl der Ab- als auch der Aufschlag führen zu einem Vortrieb. Das Größenverhältnis beider zueinander ändert sich mit sehr stark mit der Bedeutung beider Bewegungen im Rahmen des Fluggeschehens bzgl. Vortrieb und Auftrieb: Je nach Flugart gibt es in beider Verhältnis deshalb große Unterschiede.



**Abb. 28:** Insertionsstellen und Aufgaben von großem und kleinem Brustmuskel. – *Insertion sites and tasks of large and small pectoral muscles*.

Chen & (2014); Clark & Dudley (2009); Drowowitz (2012); Fernández et al. (2011); Fowler (1991); Gill (2014); Hargrove (2005); Harshman et al. (2008); Prinzinger (2014a, 2014b, 2020)

# 17 Physiologische Differenzierung der Brustmuskel-Typen

Die Brustmuskeln unterscheiden sich bei verschiedenen Vogelarten je nach Leistungsanforderung nicht nur in ihrer Größe z. T. beträchtlich. Das zeigt ein direkter Vergleich zwischen einer Gans, die Langstrecken fliegen kann, mit einer Pute (Truthuhn) *Meleagris gallopavo*, die nur einen sogenannten Explosionsflug über kurze Strecken ausführt (Abb. 29): Die dunklere Farbe der Gänsemuskeln kommt von einer höheren Konzentration von rotem Myoglobin im Muskel, das wie Hämoglobin im Blut als Sauerstoffspeicher dient. Dieser Muskeltyp ist für längere Flugstrecken besser gerüstet und kann verfügbare energiereiche Verbindungen sauerstoffverbrauchend gründlicher ausschöpfen. Er baut auf sogenannten Slow-twitch-Fasern (Fasertyp 1), die langsamer zucken, aber ausdauernd sind.

Die schneller zuckenden weißen Muskelfasern haben einen geringeren Gehalt an Myoglobin, dafür mehr Myofibrillen und heißen Fast-twitch-Fasern (Fasertyp 2). Sie benutzen vorwiegend die kürzeren/schnelleren Wege anaerober Energiebereitstellung (vorzugsweise aus Glykogen). Fast jeder kennt ja das hellrote bis weiße Brustfleisch von Huhn und Pute im Gegensatz zum dunkelroten Brustfleisch der Weihnachtsgans.



Abb. 29: Die großen Brustmuskeln unterscheiden sich je nach Leistungsanforderung nicht nur in ihrer Größe sondern auch in ihrer Färbung z. T. beträchtlich. Hier der Vergleich zwischen einer Gans (oben), die Langstrecken fliegen kann, und einer Pute (Truthuhn), die nur einen Explosionsflug über kurze Strecken ausfährt. – Depending on the performance requirements, the large pectoral muscles differ not only in size but also in colour, sometimes considerably. Here the comparison between a goose (above), which can fly long distances, and a turkey (below), which only makes an explosive flight over short distances.

# 18 Größenrelation der Muskeltypen zueinander und ihre Beziehung zur Herzgröße

Wie ist eigentlich das Herz an das "Übergewicht" des großen Brustmuskels angepasst? Eine kurze Zusammenfassung der Ergebnisse zeigt Abb. 30:

- Jäger wie Greifvögel und Eulen haben das "höchste" Verhältnis von Großem zu Kleinem Brustmuskel. Sie müssen schnell beschleunigen und rütteln (Falken) können. Diese Arbeit leistet vor allem der Große Brustmuskel. Da die jeweiligen Flugphasen in der Regel nur kurz andauern, ist das Herz mit rund 1,1 % der Körpermasse dennoch/deshalb nicht besonders groß!
- Eulen mit ihrem ruhigen, nächtlichen Gleitflug haben im Mittel einen um das 15-fache größeren Großen Flugmuskel, der aber wenig Vortrieb leisten muss, weil die Nachtjäger vorwiegend ruhig gleiten. Das Herz kann deshalb mit 0,5 bis 1 % der Körpermasse relativ klein sein.
- Hühnerartige sind blitzschnelle Senkrechtstarter und fliegen nur relativ kurze Strecken. Deshalb sind bei ihnen beide Brustmuskeln etwa gleich groß und das Herz relativ klein.
- Herausragend sind die Kolibris. Als einzige Vogelart stehen sie im Schwirrflug ruhig in der Luft vor einer Blüte, was durch beinahe gleichwertige Leistung von Auf- und Abschlag möglich wird. Deswegen sind beide Brustmuskeln beinahe gleichgroß und/aber das Herz muss für diese Flugform enorm leistungsfähig sein. Es erreicht z. T. 3,5 % der Körpermasse. Zudem wäre ohne sofort verfügbaren Zucker aus der Nektar-Nahrung diese Leistung nicht möglich.
- Ein kleiner sprachlicher Seitenblick: Das Englische kennt erstaunlicherweise keine Differenzierung zwischen Rüttelflug und Schwirrflug, obwohl es sich um völlig andere Flugformen handelt.
- Nicht in Abb. 31 aufgeführt sind die sogenannten Flachbrustvögel, für die das Fehlen einer Carina charakteristisch ist (Acarinata). Dementsprechend findet man bei ihnen überhaupt keine Brustmuskeln. An deren Stelle sind nur Haut und etwas Fett. Straußenfleisch kommt also im Gegensatz zu Hühnern und Puten nie aus der Brust, sondern ausschließlich aus den muskelreichen Oberschenkeln, die zum Rennen und auch zur Verteidigung gegen Feinde dienen.

Die durchschnittliche Herzgröße beträgt beim "Rennvogel" Strauß altersabhängig rund 0,6 bis höchstens 0,8 % der Körpermasse. Das sind bei voll erwachsenen Vögeln im Mittel etwa 0,8 bis 1 kg. Es sind die niedrigsten relativen Werte bei Vögeln überhaupt. Die höchsten findet man – wie bereits erwähnt – bei Kolibris (bis 3,5 %).

Biebach & Bauchinger (2002); Prinzinger (2013, 2014, 2020); Scott et al. (2001); Welch & Suarez (2007)

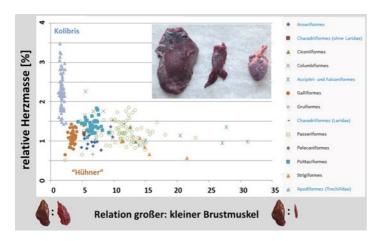
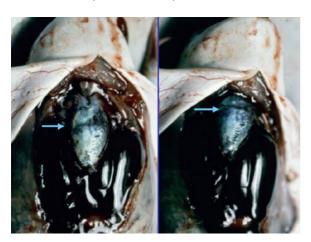


Abb. 30: Das Größenverhältnis von Großem zum Kleinen Brustmuskel und dessen Relation zur Herzgröße. Von links nach rechts nimmt der Große Brustmuskel zu und von unten nach oben die relative Herzgröße. – The size ratio of large to small pectoral muscle and its relation to heart size. From left to right the large muscle increases and from bottom to top the relative heart size increases.

#### 19 Wie arbeitet das Herz? - Das Herz als Motor?

Diese einfachen Fragen werden erschreckend häufig falsch beantwortet. Viele Darstellungen im Internet sind nicht korrekt. Selbst in aktuellen (2019) Lehrfilmen für Krankenschwestern wird die Funktion des Herzens falsch beschrieben, und sogar ein Herzchirurg zeigte kürzlich in einem Vortrag ein nicht korrektes Video. Aber auch in den "Bibeln" der Ornithologie ist die Beschreibung in der Regel falsch. Sie zeigen eine transversale Kontraktion des Ventrikels. Das kommt wohl daher, dass die Tätigkeit des Herzens bei geöffnetem Brustkorb oder außerhalb des Körpers keine korrekte in situ-Funktion zeigt. Wie es richtig funktioniert, zeigten wir (inzwischen verboten!) in unseren physiologischen Praktika über 30 Jahren lang. Das Herz zieht sich bei der Kontraktion nämlich nicht wie eine Ballpumpe zusammen: Länge und Breite des Herzens ändern sich praktisch nicht, nur die Lage der Ventilebene entlang der Herzachse (Abb. 31, 32, 33).



**Abb. 31:** Verschieben der Ventilebene (Pfeil) beim Froschherzen. Links: Ventrikel-Kontraktion. Screen-shot aus einem S-8-Film Prinzinger. – Shifting the valve plane (arrow) in a frog heart. Left: ventricular contraction. Screen-shot from a S-8 film Prinzinger.

(Nur) das Prinzip der Verschiebung der Ventilebene erlaubt es zudem dem Herzen, zur Leistungsanpassung neben der Herzfrequenz (HF) auch unterschiedliche Schlagvolumina leicht zu realisieren, was für die Stoffwechselregulation lebenswichtig ist, wie wir nachfolgend noch sehen werden.

Ganz anders sieht die Pumpfunktion z.B. bei Insekten, aber auch bei Krebsen, Ringelwürmern etc. aus. Hier findet man einen langen, dorsalen Herzschlauch mit vielen einzelnen Herzkammern in die über Ostien die Hämolymphe aus dem Körper in das Herz gezogen wird (Abb. 34). Die einzelnen Herzkammern kontrahieren wellenförmig hintereinander und werden jeweils durch sog. Flügelmuskeln wieder auseinander gezogen. So entsteht ein Blutfluss von kaudal nach frontal. (Nur) im sehr frühen embryonalen Zustand ist dieser Bau bzw. diese Funktion sehr kurz auch bei Vertebraten so ausgeführt, was vielleicht zum Missverständnis der Adultfunktion beigetragen hat.

Cohen & Schnall (1970); Kükenthal (1999); Prinzinger (2013, 2014, 2020); Storch & Welsch (2004); Wigglesworth (1966)

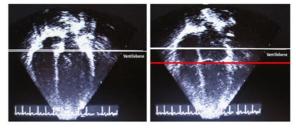
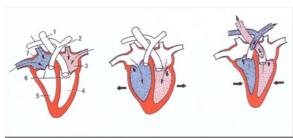


Abb. 32: Die Verschiebung der Ventilebene beim Herzschlag des Menschen. Länge und Breite des Herzens ändern sich praktisch nicht, nur die Lage der Ventilebene. Weiß (links): Vorhöfe kontrahiert, rot (rechts): Ventrikel kontrahiert. MRT-Film Prinzinger. – Shifting of the valve plane during human heartbeat. Length and width of the heart practically do not change, only the position of the valve plane. White (left): atria contracted, red (right): ventricle contracted.



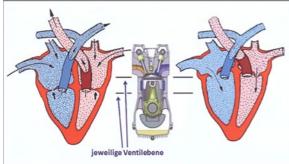


Abb. 33: oben: Falsch dargestellte Pump-Funktion des Herzens verändert aus Podulka et al. (2004): Ventrikel kontrahieren danach im Wechsel mit den Vorhöfen nach dem Prinzip einer Ballpumpe und das Herz verkürzt sich dabei. 1) Aorta; 2) Lungenarterie; 3) linker Vorhof Atrium); 4) linker Ventrikel; 5) rechter Ventrikel; 6) AV-Klappe; 7) rechtes Atrium.; dünne Pfeile markieren den jeweiligen Blutfluss. Unten: Richtige Funktionsweise des Herzens als Hubkolbenpumpe. Das Prinzip ist das eines Verbrennungsmotors. Mitte: Dünne Pfeile markieren die wechselnde Richtung des Blutstromes arteriell rot, venös blau: Dicke Pfeile links) weisen auf die Atrio-Ventrikular(AV)-Klappen, die bei der Kontraktion des Ventrikels schließen. - Above: Wrongly represented pumping function of the heart (after Podulka et al. 2004): Ventricles contract afterwards alternating with the atria according to the principle of a ball pump and the heart shortens in this process. 1) aorta; 2) pulmonary artery; 3) left atrial atrium); 4) left ventricle; 5) right ventricle; 6) AV valve; 7) right atrium; thin arrows mark the respective blood flow. Below: Proper functioning of the heart as a reciprocating pump. The principle is that of a combustion engine. Middle: Thin arrows mark the changing direction of the blood flow (arterial red, venous blue). Thick arrows (left) point to the atrio-ventricular (AV) valves, which close when the ventricle contracts.

Abb. 34: Bau und Pumpfunktion des Herzens bei Insekten. Auch bei Vertebraten (Vögel) ist dieser Bau und seine Pumpfunktion als Schlauch im frühembryonalen Stadium angelegt. Die roten Pfeile zeigen die Richtung des Blutflusses (nach Storch & Welsch 2004). – Construction and pumping function of the insect heart. In vertebrates (birds) this structure and its pumping function is also designed as a tube in the very early embryonic stage. The red arrows show the direction of the blood flow.

## 20 Die (Motor-)Leistung des Herzens

Beim Vergleich mit einem Motor drängt sich natürlich die Frage nach der Leistung (in W oder früher PS), des Herzens auf. In der Umschreibung kann man folgende Gleichsetzungen machen:

Drehzahl → Herzfrequenz (HF)
Drehmoment → Blutdruck (D)
Hubraum → Schlagvolumen (V)

Leistung  $\rightarrow$  Herzarbeit pro Zeit; beim Strauß z. B. 1 bis 5 kW (7 bis 10 PS); (D × V)/F). 5 W sind umgerechnet rund 0,007 PS.

Helb & Prinzinger (2009); Hudson & Brush (1963)

#### 21 Die Herzfrequenz – Die "Drehzahl" des Herzens

Wie gezeigt, ist das Herz der Vögel etwa doppelt so groß wie bei Säugern. Die Herzfrequenz (HF) liegt dagegen weit darunter! Die Normwerte sind in Ruhe nur etwa 60 % so hoch wie bei Säugern (Abb. 35). Die entsprechende Massen-Korrelationen sind wie folgt:

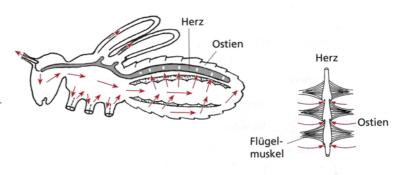
$$HF_{Vogel} = 870 \times M^{-0.26}; HF_{Säuger} = 1,355 \times M^{-0.25}$$

M = Masse des Vogels (in g)

Für einen jeweils 100 g schweren Vertreter beider Gruppen ergeben sich folgende Werte: Vogel (z. B. Amsel *Turdus merula*): 275/min und Säuger (z. B. Streifenhörnchen *Tamias* spec.): 428/min.



Abb. 35: Vergleich der Herzfrequenz Vogel-Säuger; jeweils für ein 100 g Tier. – Comparison of the heart rate of bird vs. mammal; each for a 100 g animal.



Art	Masse [g]	Ruhe	Maximum	Faktor
Strauß Struthio camelus	130.000	40	180	4,5
Truthahn Meleagris gallopavo	4.500	100	400	4,0
Haushuhn Gallus domesticus	2.000	220	800	3,5
Haussperling Passer domesticus	28	350	900	2,6
Kanarienvogel Serinus canaria	16	500	1.000	2,0
Rubinkehlkolibri Archilochus colubris	8	615	1.260	2,0
dto. im Torpor (s. u.)	8	60-80	1.260	10-15

Tab. 2: Ruhe- und Maximalwerte der Herzfrequenz [Schläge/min] bei verschieden großen Vögeln. – Resting and maximum heart rates [beats/min] in birds of different size.

Der (negative) Exponent ist bei beiden Gruppen praktisch identisch. Daraus lässt sich folgendes ableiten: Die Lebensdauer (L) von Vögeln und Säugern gehorcht der Beziehung L = a  $\times$  M<sup>+0,25</sup>. Bei der HF lautet die Gleichung: HF = b  $\times$  M<sup>-0,25</sup> (a und b sind jeweils Konstante). Aus beiden Funktionen lässt sich durch Multiplikation beider Größen die Lebenssumme der Herzschläge L  $\times$  H berechnen:

 $L \times HF = (a \times M^{+0,25}) \times (b \times M^{-0,25}) = a \times b \times M^{0,25}$ -0,25 =  $a \times b \times M^0$ .  $L \times H$  ist also eine konstante Größe, da  $M^\circ = 1$  ist. In der Summe ist die Anzahl der Herzschläge im Lebensverlauf bei allen Vertretern also im Mittel gleich groß! Sie ist wie bei den Säugern im Durchschnitt offensichtlich eine Konstante und beträgt bei Vögeln etwa 100 bis 200 Millionen. Die Zahl bei Säugetieren beträgt rund eine Milliarde, ist also wesentlich höher. Der moderne Mensch bringt es dank der medizinischen Errungenschaften und des bequemen Lebens auf etwa vier Milliarden Herzschläge.

Zwischen Ruhe- und Maximalwerten der Herzfrequenz liegt der Faktor massenabhängig zwischen 2,0 und 4,5 (Tab. 2). Bei großen Vögeln ist die Differenz höher. Das Verhältnis von Herz- zu Atemfrequenz beträgt im Ruhezustand meist 1:4. Bei vielen Arten sind auch Herz- und Flügelschlagfrequenz gekoppelt, allerdings sehr unterschiedlich und deshalb bisher nicht ausreichend untersucht.

Folgende Besonderheiten (physiologische Sondersituationen) sind noch wichtig und müssen kurz erwähnt werden:

Torpor (Tagesschlaflethargie) ist ein nächtlicher Starrezustand, um Energie zu sparen, der in der Tagesperiodik auftritt. Er kommt bei Vögeln bei Kolibris (Trochiliformes), Mausvögeln (Coliiformes) und der Winternachtschwalbe *Phalaeonoptilus nuttallii* vor; vermutlich auch bei der Mehlschwalbe *Delichon urbica*. In diesem Zustand kann die HF – abhängig vom erreichten Niveau der Körpertemperatur (10 bis 18 °C) – im Extrem um 90 % abgesenkt werden. Im Gegensatz zu Säugern ist diese Fähigkeit bei Vögeln selten und nach



**Abb. 36:** Verlauf der Herzfrequenz bei Taucherbradykardie bei einer Ente telemetrisch ermittelt. – *Course of the heart rate during diving in a duck (bradycardia).* 

bisheriger Kenntnis auf die oben genannten Arten bzw. Gruppen beschränkt.

Taucherbradykardie: Tauchende Vögel zeigen wie die Säugetiere inkl. Mensch beim Abtauchen in kaltes Wasser eine reflexgesteuerte, plötzliche Absenkung der HF um bis zu 50 % (Abb. 36). Aktuell (2019) wurde dieser Effekt auch bei Walen gemessen. Mit angehefteten EKG-Sensoren, die sich automatisch wieder lösen, fand man bei normal schwimmenden Blauwalen *Balaenoptera musculus* eine HF von 30 bis 35 pro Minute. Mit dem Abtauchen sank die Frequenz auf 4 bis 8/min.

Selbst bei gesunden und sportlichen Menschen kann ein Sprung in eiskaltes Wasser zu einer überschießenden Bradykardie zusammen mit einer starken Vasokonstriktion mit plötzlich stark erhöhtem Blutdruck zu einem plötzlichen und damit tödlichen Herzstillstand führen.

Goldbogen et al. (2019); Hoffmann & Prinzinger (1984); Hund et al. (1974); Jones & Holeton (1972a, 1972b); Jones & Purves (1970a, 1970b); Krüger et al. (1981, 1982); Prinzinger & Siedle (1986); Prinzinger & Siedle (1988); Prinzinger (1983); Prinzinger et al. (1981); Prinzinger et al. (1986)

Während der Entwicklungsphasen Embryologie und Ontogenese (Jugendentwicklung) beträgt beim Huhn die HF des Embryos am 3. Bebrütungstag rund 140/min und steigt bis zum Schlupf auf rund 220/min (Abb. 37). Ab dem Schlupftag (Lebensalter: 1 Tag) steigt die Ruhefrequenz schnell auf ein Maximum von rund 440/min im Alter von drei bis vier Wochen, um dann

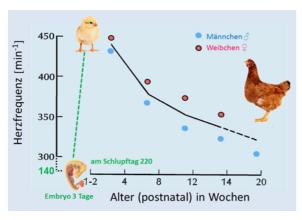


Abb. 37: Entwicklung der Herzfrequenz während der Embryo- und Ontogenese beim Huhn Gallus domesticus; nach Girard 1973. – Development of heart rate during embryo- and ontogenesis in the chicken Gallus domesticus according to Girard 1973.

langsam wieder abzufallen. Im Alter von 20 Wochen liegt der Wert im Mittel bei 300/min. Bei den Männchen liegen die Frequenzen etwa 10 % niedriger; ihre Herzmasse ist massenbedingt auch größer. Vergleichbare Verläufe fand man beim Truthuhn und einigen anderen Vogelarten. Dem Autor dieser Zusammenstellung erscheinen die Werte, die in Sturkie (1976) zusammenfassend dargestellt werden, allerdings etwas zu hoch! Hier müssten noch die genauen Umstände der Datenerfassung bekannt sein. Beim Huhn (bezogen auf 800 g) wären die Erwartungswerte z. B. 150 bis 200/min.

#### 22 Die Herzfrequenz als embryonale Altersuhr

Wie beim adulten Vogel ist auch beim Vogelembryo die Frequenz des springenden Punktes umgekehrt proportional zur Eimasse und damit zur Herzmasse. Größere Eier haben also geringere embryonale HF als kleine Eier. Die Beziehung gehorcht somit ebenfalls einer exponentiellen Gleichung der Form a  $\times$  W<sup>b</sup>. Dies gilt für alle Phasen (Bebrütungszeiten, Alter) des Embryos. Der Exponent b hat ebenfalls den Wert +0,25; a ist altersabhängig (Abb. 38). Der zeitliche Ablauf der HF während der Embryogenese wird weiter unten beschrieben.

Die "Summen-Konstanz" der Anzahl der Herzschläge gilt nicht nur – wie oben gezeigt – für die gesamte Lebensphase, sondern auch für die gesamte Embryonalentwicklung: Egal, wie lange diese dauert, alle Vögel schlüpfen im Mittel nach der gleichen Summe von Herzschlägen. Drei Beispiele sind schematisch in Abb. 39 dargestellt.

Kleine Vögel wie z.B. der Zaunkönig *Troglodytes* troglodytes (8–10 g; Brutzeit ca. 12 Tage) haben eine kurze Bebrütungszeit mit einem hohen (schnellen) Anstieg der HF. Mit steigender Körpermasse (z.B. die Gans *Anser* spec. 3–3,5 kg und der Albatros *Diomedea* spec. 7–8 kg; 43 bzw. 88 Tage) nimmt die Embryogenesedauer

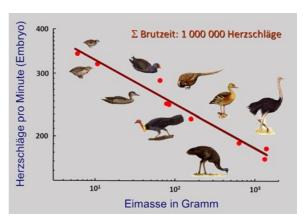


Abb. 38: Die Herzfrequenz ist beim Vogelembryo wie beim erwachsenen Vogel ebenfalls proportional zu Eimasse und damit zur Herzmasse (exponentielle Abhängigkeit): Größere Eier haben geringere embryonale Herzfrequenzen als kleine Eier. Dies gilt für alle Alters-/Entwicklungsphasen (Bebrütungszeiten) des Embryos. – The heart rate in the avian embryo is also exponentially related to egg mass and to heart mass: Larger eggs have lower embryonic heart rates than small eggs. This applies to all age/development phases (incubation periods) of the embryo.

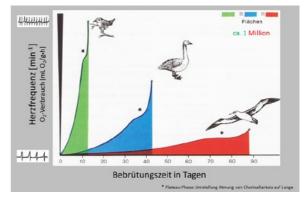


Abb. 39: Schematische Entwicklung der Herzfrequenz im Verlauf der Embryogenese an drei unterschiedlich großen Vögeln mit unterschiedlicher Brutzeit (Zaunkönig, Gans, Albatros). Der Stern kennzeichnet jeweils die Plateauphase, in der die Atmung von der Chorioallantois auf die Lunge umgestellt wird und hier die Stoffwechselsteigerung kurzfristig stagniert. – Schematic development of heart rate during embryogenesis in three differently sized birds with different breeding periods (Wren, goose, albatross). The star marks the plateau phase in each case, in which respiration is switched from the chorioallantois to the lungs, and here the metabolic rate stagnates for a short time.

nach den gleichen Bedingungen wie das Lebensalter zu (Exponent +0,25), ebenso wie die HF mit negativem Exponenten (-0,25) sinkt. In der Summe ist dadurch die Zahl der Herzschläge während der Embryogenese bis zum Schlupf gleich groß und liegt bei etwa einer Million.

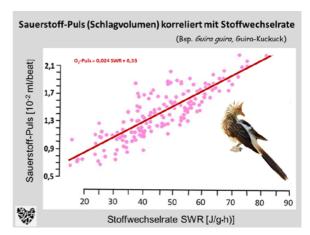
Aubet (2004); Drinkuth (2013); Ehrlich et al. (1988); Evans (1972); Flick (1967); Girard (1973); Goldbogen et al. 2019; Grubb (1983); Helb & Prinzinger (2009); Hudson & Brush (1963); Laughlin et al. (1976); Prinzinger (2013, 2014); Prinzinger et al. (1992a, 1992b); Ringer & Rood (1959); Ringer et al. (1957); Soliman & Huston (1972); Speckmann & Ringer (1963, 1972); Walzer et al. (1998); Sturkie & Chillseyzn (1972. Zu Normalfrequenzen: http://www.hrv24.de/HRV-HerzfrequenzTiere.htm

## 23 Der O<sub>2</sub>-Puls: Wieviel Sauerstoff wird pro Herzschlag transportiert?

Eine Hauptaufgabe des Herzens liegt im Transport der Atemgase Kohlendioxyd CO<sub>2</sub> und Sauerstoff O<sub>2</sub> durch das Blut. Die Transportleistung wird über den O<sub>2</sub>-Puls bestimmt. Von 27 Arten über das gesamte Körpermassenspektrum haben wir eigene Daten gesammelt (Abb. 40). Der Massenexponent des O<sub>2</sub>-Pulses ist wie der des Sauerstoffverbrauches 0,75. Dieser Wert bedeutet, dass z. B. eine Massen-Multiplikation von 6,5 den O<sub>2</sub>-Puls etwa vierfach erhöht. Im gleichen Maße, wie die Stoffwechselrate massenabhängig steigt, steigt also auch der O<sub>2</sub>-Puls.

Es lohnt allerdings eine genauere Betrachtung. Gemessen haben wir drei Hornvogelarten und einen Kuckuck. Dazu nehmen wir als Beispiel den Trompeterhornvogel *Bycanistes bucinator* und den Guirakuckuck *Guira guira*, die beide voll im oben genannten Erwartungsbereich liegen.

Im gemessenen Stoffwechsel-Bereich (20 bis 85 J/g×h) besteht beim Guirakuckuck praktisch eine lineare Be-



**Abb. 41:** Zusammenhang von  $O_2$ -Puls mit der Stoffwechselrate SWR beim Guirakuckuck Guira guira. – Relationship of oxygen pulse with metabolic rate SWR in the Guira cuckoo Guira guira.

ziehung. Steigt die Stoffwechselrate (SWR), steigt auch der  ${\rm O_2\text{-}Puls.}$  Im gegebenen Beispiel: Steigt die Stoffwechselrate um 400 % von 20 auf 80 J/g × h, erhöht sich der  ${\rm O_2\text{-}Puls}$  (transportierte Menge  ${\rm O_2}$  in ml pro Herzschlag) aber nur um etwa 130 % von rund 0,9 auf 2,1. Das ist nur rund 1/3 der Stoffwechselsteigerung. Der Rest muss also über die HF geregelt werden (Abb. 41). Der Zusammenhang beider Größen im Bereich zwischen 15 und 85 J/g × h lautet:

 $O_2$ -Puls = 0,33 – 0,024 SWR.

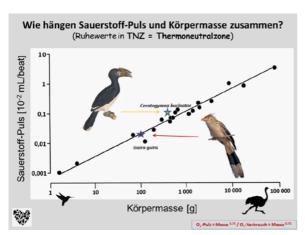


Abb. 40: Zusammenhang zwischen Sauerstoff-Puls und Körpermasse bei 27 verschieden großen Vogelarten in der Thermoneutralzone TNZ. Intensiver getestet wurden der Trompeterhornvogel Bycanistes bucinator und der Guirakuckuck Guira guira. – Relationship between oxygen pulse and body mass in 27 bird species with different body masses in the thermoneutral zone. The Trumpeter Hornbill Bycanistes bucinator and the Guira Cuckoo Guira guira were tested more intensively.

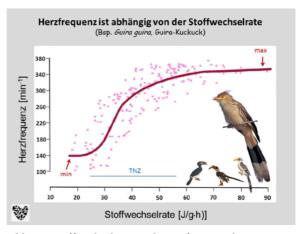


Abb. 42: Stoffwechselrate und Herzfrequenz beim Guirakuckuck Guira guira. Im Grundsatz entsprechen die Daten denjenigen der drei Hornvogelarten Bycanistes bucinator, Tockus leucomelas und Tockus erythrorhynchus. – Metabolic and heart rate of the Guira Cuckoo Guira guira. In principle the data correspond to those of the three hornbill species Bycanistes bucinator, Tockus leucomelas and Tockus erythrorhynchus.

Betrachtet man die Verhältnisse der HF über den gesamten möglichen Sauerstoffverbrauch (auch außerhalb der Thermoneutralzone), kann man eine differenziertere Aussage treffen: Hier zeigt der Guirakuckuck erwartungsgemäß eine obere und untere, nicht über- bzw. unterschreitbare HF, die bei rund 340 bzw. 100/min liegt (Abb. 43). Niedrige und insbesondere sehr hohe Stoffwechselraten müssen also durch einen anderen physiologischen Mechanismus als die HF geleistet werden, die natürlich nicht beliebig gesteigert bzw. gesenkt werden kann. Das kann nur über einen veränderlichen O<sub>2</sub>-Puls geschehen, der über das Schlagvolumen (ml Blut pro Herzschlag) bestimmt wird.

Abb. 43 zeigt die jeweiligen Anteile von HF und Schlagvolumen an der Änderung der Stoffwechselrate beim Guirakuckuck. Die Daten basieren zusammenfassend auf den Ergebnissen, die in Abb. 41 und 42 dargestellt sind. Im mittleren Stoffwechselbereich (30 bis 40 J/g  $\times$  h) wird für Stoffwechseländerungen überwiegend die HF eingesetzt. Fazit: Die Änderung des Stoffwechsel, sprich des  $O_2$ -Verbrauchs, wird sowohl durch die HF als auch über den  $O_2$ -Puls, d. h. das Schlagvolumen, in jeweils sehr unterschiedlichen Anteilen gesteuert. Im oberen und unteren Grenzbereich der HF und des Stoffwechsels wird anteilig vor allem die Veränderung des Schlagvolumens eingesetzt (bis 100 %).

Wie bestimmt man den Sauerstoffpuls? Dazu müssen zeitgleich sowohl der Gasaustausch (O<sub>2</sub> und CO<sub>2</sub>) als auch die HF gemessen werden. Über kleinere Distanzen (mehrere Meter) geht das für die HF über implantierte EKG-Transmitter relativ einfach. Über größere Distanzen (teilweise mehrere Kilometer) wird der implantierte HF-Transmitter mit einen auf dem Rücken befestigten

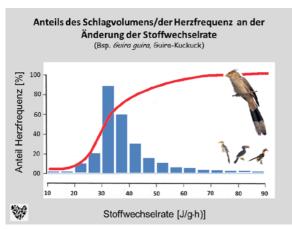


Abb. 43: Anteil der Herzfrequenz an der Änderung der Stoffwechselrate. Die beiden Anteile ergeben in der Summe jeweils 100 %. – Relative portion of the heart rate in the change of the metabolic rate. The two portions add up to 100 %.

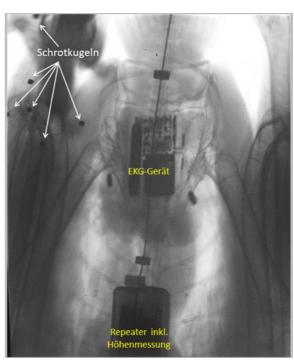


Abb. 44: Röntgenbild der Telemetrie-Einheit (EKG-Transmitter implantiert und Daten-Repeater/Sender als Rucksack) bei einem Gänsegeier *Gyps fulvus* zur Bestimmung der Herzfrequenz im freien Flug. Die schwarzen Punkte sind Schrotkugeln, die sich der Geier beim Freiflug "zugezogen" hat. – X-ray image of the telemetry unit (ECG transmitter implanted and data repeater/transmitter as backpack) in a griffon vulture Gyps fulvus to determine the heart rate in free flight. The black dots are shotgun pellets which the vulture "contracted" during free flight.

Daten-Repeater zur Telemetrieeinheit. Solche Geräte haben aktuell (2022) sehr kleine Dimensionen und übertragen für andere Fragestellungen per Satellit Daten über viele hundert Kilometer. Bei unseren Untersuchungen mussten wir noch relativ große Vögel benutzen

Bei zwei freifliegenden Gänsegeiern *Gyps fulvus* haben wir über Kilometer die HF verfolgen können. Ein Tier haben wir vorher in der Stoffwechselanlage "kalibriert" (Abb. 44). Allerdings standen uns vor rund 20 Jahren die heutigen technischen Möglichkeiten bezüglich der Größe der Einheiten bei weitem noch nicht zur Verfügung.

Aubet (2004); Bögel et al. (1998a, b); Drinkuth (2013); Ehrlich et al. (1988); Evans (1972); Flick (1967); Girard (1973); Grubb (1983); Helb & Prinzinger (2009); Hudson & Brush (1963); Laughlin et al. (1976); Prinzinger (2013, 2014); Prinzinger et al. (1992a, 1992b); Ringer & Rood (1959); Ringer et al. (1957); Soliman & Huston (1972); Speckmann & Ringer (1963, 1972); Sturkie & Chillseyzn (1972); Walzer et al. (1998). Zu Normalfrequenzen: http://www.hrv24.de/HRV-HerzfrequenzTiere.htm

## 24 Das Schlagvolumen, sprich der Basis-Hubraum, ist beim Vogel variabel

Zurück zum Vergleich Verbrennungsmotor gegen Herz. Das Schlagvolumen beim Herzen entspricht dem Hubraum beim Verbrennungsmotor. Bei ihm kennen wir in der Regel aber nur einen Hubraum, obwohl die Variabilität des Hubraumes sehr sinnvoll wäre, weil er je nach Anforderung sowohl die Leistung verändern könnte als auch dabei sparsam wäre. Aber das ist technisch sehr aufwändig, weil nur kompliziert zu realisieren. Es geht allerdings: Nissan hat es mit dem "Infinity" gezeigt, wie man das macht: Der Hubraum variiert zwischen 1,6 und 2,0 l und hat je nach Anforderung eine Leistung von 180 bis 272 PS!

Der Blutausstoß pro Herzschlag liegt bei Vögeln zwischen 0,5 und 3 ml pro kg Körpermasse mit sehr großen individuellen Werten und ist entsprechend der doppelten Herzgröße etwa doppelt so hoch wie beim Säuger.

Die transportierte Blutmenge (Zirkulationsmenge; jeweils ml pro Minute) liegt beim Haushuhn zwischen 128 und 270 ml, bei Enten sind es 200 bis 560 ml und beim Truthahn 100 bis 200 ml; Spitzenwerte liegen bei 560 ml. Es liegen praktisch nur von solchen "Hausvögeln" Daten vor. Der Mittelwert dürfte bei etwa 260 ml/kg liegen.

Burton et al. (1969); Drinkuth (2013); Grubb (1983); Jones & Johansen in King & Farner (1972)

### 25 Das Herz verdichtet und "macht so (Blut-) Druck"

Bei Weichtieren (Muscheln, Schnecken und Kopffüßer) weiß man, dass der Druck, der vom Herzen aufgebaut wird, bei Tiergruppen mit aktiverer Lebensweise größer ist als bei ruhigeren Formen: Bei den aktiven Kopffüßern sind z. B. bei *Octopus* bis zu 44 mm Hg gemessen worden. Bei der kriechenden Schnecke *Patella* 3,7 mm und bei festsitzenden Muscheln in der Regel unter 1,5 mm. Logischerweise ist bei Wirbeltieren der Blutdruck am höchsten bei Vögeln, dicht gefolgt von den Säugern. Wirbeltiergruppen, die keine vollständige Trennung zwischen Lungenkreislauf und Körperkreislauf haben, haben einen deutlich niedrigeren Blutdruck.

Bei Vögeln und Säugern ist der Blutdruck bei Männchen etwas höher als bei Weibchen (Tab. 3) und nimmt mit dem Alter zu. Bei Säugetieren, die Winterschlaf halten, sinkt in dieser Ruhephase der Blutdruck stark ab, was bei Vögeln in den vergleichbaren Zuständen (Torpor; s. o.) noch nicht untersucht wurde. Den höchsten Blutdruck aller Vertebraten findet man beim Truthuhn mit systolisch bis zu 500 mm Hg (vgl., dass bei der Pute der Kopf und seine Anhänge bei Ärger dunkelrot werden können!). Die sehr hohen Blutdruckwerte bei der Pute können bei Vorhandensein von Plaques in

Tab. 3: Normaler Blutdruck in mm Hg (systolisch/diastolisch) bei einigen Tierarten. – Normal blood pressure in mm Hg (systolic/diastolic) in some animal species.

Vögel:	systolisch Truthahn: bis 500;
	Hahn: 190/150; Henne: 160/130;
	Star: 180/130; Haussperling: 80/140;
	Star Sturnus vulgaris: 180;
	Wanderdrossel Turdus migratorius:
	118; Taube 135
Säugetiere:	Giraffe: 300/250; Pferd: 110/90;
	Mensch: 120/80; Katze: 125/75;
	Maus: 150/105
Wechselwarme:	Frosch: 25; Aal: 40; Dornhai: 30/15;
	Octopus: bis 45; Schnecke Patella: 3,7;
	Muscheln: unter 1,5.

den Gefäßen nicht selten sogar zu einer Aortenruptur führen. Allgemein ist anscheinend die Blutdruckdifferenz systolisch-diastolisch bei Vögeln wesentlich höher als bei Säugern. Genauere Untersuchungen fehlen.

#### 26 Weitere Parameter

Das Vorstehende konnte nur einen kleinen Ausschnitt aus der Herzphysiologie der Vögel präsentieren. Man könnte noch zig Seiten z.B. zu der vom Herzen beeinflussten Hämodynamik in den Gefäßen füllen. Das würde den "Springenden Punkt" der Darstellung aber sprengen. Nur einige Stichworte noch dazu:

Ein wichtiger Herzparameter im Kreislaufsystem ist der periphere Widerstand TPR, da er auch von medizinischer Bedeutung ist, weil er u.a. für die Blutdruckregulation ursächlich ist. Er quantifiziert den Widerstand, den die Blutgefäße und die Viskosität des Blutes dem Herzen generierten Volumenstrom entgegensetzen. Vereinfacht kann man ihn definieren als Quotienten aus mittlerem arteriellen minus mittlerem venösen Druck und Zeitvolumen. Dabei wird der venöse Druck allgemein als = 0 angenommen. Es gilt also:

TPR = arterieller Blutdruck in mm Hg / Herzschlagvolumen in ml pro Minute

Beim Huhn liegt der mittlere venöse Druck tatsächlich bei 0 und bei tauchenden Vögeln bei 15 bis 20 mm Hg. Der TPR ist danach bei Enten 0,57 bis 0,62 dyn  $\times$  s/cm und damit etwa halb so groß wie bei Huhn (0,82 bis 1,23) oder Pute (1,00 bis 2,28) und etwa 20mal höher als beim Menschen. Beim Tauchen steigt er bis zum Achtfachen.

Die Zirkulationsdauer des Blutes (in s) ist bei Vögeln relativ kurz. Die mittleren Werte sind beim Huhn 5; bei der Hausgans 11 und bei der Hausente 6 s. Auch hier liegen nur Daten von Hausgeflügel vor. Bei Säugern ist die Zirkulationsdauer deutlich länger. Beim Menschen z. B. 18 s bei max. körperlicher Anstrengung und 86 s in Ruhe.

Weitere Daten betreffen die Pulswellen-Fortpflanzung, die Laminarströmung in den Gefäßen, die Aorten-

Blutgeschwindigkeit (das Blut soll in der Bauchaorta Geschwindigkeiten von 30 bis 35 m/s erreichen, was dem Autor allerdings viel zu hoch erscheint), der Blutdruck-Gradient in den Blutgefäßen, die Blutdichte, die Blutviskosität sowie die Durchblutung verschiedener Organe. Besonders von Hausgeflügel gibt es kaum einen Parameter, der nicht intensiv untersucht worden ist. Dass es so viele Daten gibt, hängt - wie bereits erwähnt – damit zusammen, dass sie alle von Hausgeflügelarten stammen, wo diese Daten für Zucht und Haltung sehr wichtig sein können. Vergleichende Freilanddaten wilder Arten fehlen. Zu erwähnen ist noch, dass natürlich für beinahe alle Parameter Berechnungsformeln erarbeitet wurden, so wie es sich für einen guten Naturwissenschaftler gehört! Eine sehr detaillierte Übersicht der verschiedenen Parameter geben z. B. Mehner & Hartfield (1983) sowie Jones & Johansen (1972).

Bergmann et al. (2009); Bezzel & Prinzinger (1990); Burton & Smith (1968); Butler (1967); Butler & Jones (1971); Calder (1981); Davies (1930); Dobson (2003); Farner & King (1972); Ferguson et al. (1969); Girard (1973); Grubb (1983); Hamlin & Kondrich (1969); Jones & Johansen (1972); Jones & Languille (1972); Mehner & Hartfield (1983); Meijler et al. (2004); Moyes & Schulte (2008); Penzlin (2005, 2009); Prinzinger (2013, 2014, 2020); Prinzinger et al. (1992a, 1992b); Ringer et al. (1957); Ringer & Rood (1959); Speckmann & Ringer (1963); Sturkie & Vogel (1959); https://www.biologie-seite. de/Biologie/Herz

#### Dank

In der Arbeit werden morphologische Daten von einer großen Zahl von Vögeln und Säugetieren aus unterschiedlichen, z. T. sehr seltenen Gruppen präsentiert. Dazu ist folgende Information wichtig: Für die Untersuchungen wurde kein Tier getötet. Alle Werte wurden an bereits toten Vögeln und Säugetieren erhoben. Diese stammen aus z. T. Jahrzehnte alten Sammlungen verschiedener Quellen. Neben eigenen Präparaten aus dem ehemaligen Zoologischen Institut der JWG-Universität Frankfurt/Main und dem "Institut für Zoophysiologie" der Universität Tübingen waren dies vor allem nachfolgende Institutionen:

Zoo Frankfurt, Opelzoo Kronberg, Wilhelma Stuttgart, Zoo Leipzig, Zoo Innsbruck, Universität Tel Aviv (Prof. Amos Ar), Museum Alexander Koenig in Bonn (Prof. Dr. K.-L. Schuchmann). Daneben bekamen wir Tiere von Universitäten (aus Doktor- und Diplomarbeiten; vor allem aus Tübingen) sowie von zahlreichen Züchtern und Vogelliebhabern, die hier nicht alle aufgeführt werden können. Ihnen allen sei herzlich gedankt. Ohne sie wäre diese Datensammlung nicht möglich gewesen.

Alle Experimente wurden mit den notwendigen Versuchs- und Haltungsgenehmigungen durchgeführt.

#### 27 Zusammenfassung

Die Metapher der "Springende Punkt" kommt aus der Vogel-Embryogenese: Der "hüpfende" rote Fleck ist die Herzanlage des Embryos. Aristoteles hat vor 2.360 Jahren dieses "punctum saliens" als Grenze vom Beseelten zum Toten angesehen. Im metaphorischen Gebrauch ist es der Kern eines Projektes, einer Idee etc.

Beim erwachsenen Vogel liegt das Herz mittig auf dem Brustbein zwischen den Leberlappen. Vögel haben das relativ größte Herz aller Tiergruppen (bis 3,6 % der Körpermasse; Mittelwert 1 bis 1,5 %). Das Säugerherz ist nur halb, das der Reptilien nur ein Viertel so groß. Das Blutvolumen liegt wie bei Säugern bei 8 bis 9 ml/100 g Körpermasse. Mit dem Alter lagern Vogel und Säuger das Alterspigment "Lipofuscin" ins Herz ein, das dadurch dunkler wird. Vögel mit Doppelcarotiden haben eine verschieden ausgeprägte Intercarotid. Ein embryonales Foramen ovale, das den Lungenkreislauf umgeht, fehlt ihnen. Die Thymusdrüse ist beim Vogel in mehrere Einzeldrüsen entlang der Halsbasis verteilt. Herzknochen, wie bei größeren Paarhufern, fehlen. Das Vogelherz ist im Gegensatz zum Säugerherz innen grobgewebig aufgebaut. Das ergibt eine gute "innere" Durchblutung, sodass große Kranzgefäße nicht notwendig sind. Die Kardiomyozyten sind kleiner als beim Säuger, sind untereinander geringer verzahnt, und man findet weniger Mitochondrien und Myofibrillen. Letztere sind wie beim Säuger postmitotisch, können sich also nicht mehr teilen. Eine Herzvergrößerung erfolgt daher nicht durch Zellvermehrung sondern durch zusätzliche Einlagerung von Myofibrillen, bei gleichbleibender Kapillarzahl. Eine höhere Kapillardichte (bis 40 %) wird bereits in der Grundausstattung angelegt. Für Xeno-Herztransplantationen wurden Herzen von Strauß und Emu angedacht, die bezüglich Bau und Größe zum Menschen "passen" würden. Ihnen fehlt wie bei Mensch und Altweltaffen ein Epitop namens αGal, weshalb man irrtümlich vermutete, dass sie vom menschlichen Immunsystem toleriert werden. Herzgröße und Flugmuskeln korrelieren miteinander: Je größer der Große Brustmuskel im Vergleich zum kleinen ist, desto größer ist die Herzmasse. Es gibt zwei Muskeltypen: Je ausdauernder der Flug, desto mehr überwiegt der rote Muskeltyp gegenüber dem weißen. Das Herz arbeitet nicht wie eine Ballpumpe, sondern wie ein Hubkolbenmotor durch Verschiebung der Ventilebene. Die Herzfrequenz ist halb so hoch wie bei Säugern. Ihre Summe in der Embryogenese, in der Ontogenese und im Adultstadium ist unabhängig von deren physikalischen Dauer jeweils konstant. Zwischen Ruhe- und Maximalwerten liegt der Faktor zwischen 2,0 und 4,5. Im Torpor kann die Frequenz bis zu 90 % abgesenkt werden. Abtauchende Vögel zeigen eine reflexgesteuerte, plötzliche Absenkung der Herzfrequenz um bis zu 70 % (Bradykardie). Der O<sub>2</sub>-Puls (doppelt so hoch wie bei Säugern) steigt wie die Stoffwechselrate massenabhängig mit dem Exponenten 0,75. Der Anteil des Schlagvolumens an der Änderung der Stoffwechselrate kann 0 bis 100 % betragen. Die Zirkulationsdauer ist relativ kurz (Huhn 5, Gans 11, Ente 6 s). Bei Säugern ist sie deutlich länger. Den höchsten Blutdruck aller Vertebraten hat das Truthuhn mit systolisch bis 500 mm Hg. Die Druckdifferenz systolisch-diastolisch ist wesentlich höher als bei Säugern; bei Männchen etwas höher als bei Weibchen und der Druck nimmt mit dem Alter zu.

#### 28 Literatur

- Altshuler D & Dudley R 2002: The ecological and evolutionary interface of hummingbird flight physiology. J. Exp. Biol. 205: 2325–2336.
- Alvarez-Buylla A & Nottebohm F 1988: Migration of young neurons in adult avian brain. Nature 335: 353-354.
- Alvarez-Buylla A, Buskirk DR & Nottebohm F 1987: Monoclonal antibody reveals radial glia in adult avian brain. J. Comp. Neurol. 264: 159–170.
- Alvarez-Buylla A, Theelen M & Nottebohm F 1990: Proliferation "hot spots" in adult avian ventricular zone reveals radial cell division. Neuron 5: 101–109.
- Anderson M & Finlayson LH 1976: The effect of exercise on the growth of mitochondria and myofibrils in the flight muscles of the Tsetse fly, *Glossina morsitans*. J. Morph. 150: 321–326.
- Aristoteles 384–322 v. Chr.: Geschichte der Tiere (Historia Animalium), Buch VI, Kapitel 3.
- Aubert AE 2004: Heart rate and heart rate variability in chicken embryos at the end of incubation. Nat. Center Biotech. Inform. 89: 199–208.
- Baldwin P & Kendeigh CH 1938: Variations in the weight of birds. Auk 55: 416–467.
- Barnea A & Nottebohm F 1994: Seasonal recruitment of hippocampal neurons in young and adult chickadees: An addition to the theory of hippocampal learning. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 91: 11217–11221.
- Barnea A & Nottebohm F 1996: Recruitment and replacement of hippocampal neurons in adult free-living Black-capped Chickadees: An addition to the theory of hippocampal learning. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 93: 714–718.
- Baumel J 1967: The characteristic asymmetrical distribution of the posterior cerebral artery of birds. Acta Anat. 67: 523-549
- Baumel J & Gerchmann L 1968: The avian intercarotid anastomosis and its homologue in other vertebrates. Amer. J. Anat. 122/1: 1–18.
- Bauriedel G, Skowasch D, Jabs A, René A, Hartmann A & Lüderitz B 2003: Therapieoptionen bei symptomatischem offenen Foramen ovale. Deutsches Ärzteblatt 100: 2230–2235.
- Bergmann O, Bhardwaj RD, Bernard S, Zdunek S, Barnabé-Heider F, Walsh S, Zupicich J, Alkass K, Buchholz BA, Druid H, Jovinge S & Frisén J 2009: Evidence for cardiomyocyte renewal in humans. Science 324: 98–102.
- Bezzel E & Prinzinger R 1990: Ornithologie. 2., völlig neu bearbeitete und erweiterte Auflage. Ulmer, Stuttgart.
- Biebach H & Bauchinger U 2002: The relation of body mass to breast muscle during long duration flight. Max-Planck Res. Center f. Ornith., Andechs, Germany. Symposium Abstracts 109.
- Bögel R, Karl E, Prinzinger R & Walzer C 1998a: Die Reaktion der Herzfrequenz auf Sylvesterfeuerwerk bei einem freifliegenden Gänsegeier *Gyps fulvus*: Ökol. Vögel 20: 321-325.
- Bögel R, Prinzinger R, Karl E & Walzer C 1998b: A multisensor telemetry system for studying flight biology and energetics of free-flying Griffon Vultures a case study. Abstract IOC Durban, SA.
- Brohmer P 2006: Fauna von Deutschland. 22. Aufl.; Quelle & Meyer, Wiebelsheim.
- Brush AH 1966: Avian heart size and cardiovascular performance. Auk 83: 266–273.

- Buddenbrock W 1967: Vergleichende Physiologie. Vol. VI. Blut und Herz. Springer, Basel.
- Burton RR & Carlisle JC 1969: Acute hypoxia tolerance of the chick. Poultry Sci. 48: 1265–1265.
- Burton RR & Smith AH 1967: The effect of polycythaemia and chronic hypoxia on heart mass in the chicken. J. Appl. Physiol. 22: 782–788.
- Burton RR & Smith AH 1968: Blood and air volumes in the avian lung. Poultry Sci. 47: 85–91.
- Burton RR, Smith AH, Carlisle JC & Slucka SJ 1969: Role of haematocrit, heart mass and high altitude exposure in acute hypoxia tolerance. J. Appl. Physiol. 27: 49–54.
- Butler PJ 1967: The effect of progressive hypoxia on the respiratory and cardiovascular systems of the chicken. J. Physiol. (London) 191: 309–324.
- Butler PJ 1970: The effect of progressive hypoxia on the respiratory and cardiovascular systems of the pigeon and duck. J. Physiol. (London) 210: 527–538.
- Butler PJ & Jones DR 1968: Onset of and recovery from diving bradycardia in ducks. J. Physiol. (London) 196: 255-257.
- Butler PJ & Jones DR 1971: The effect of variations in heart rate and regional distribution of blood flow on the normal pressor response to diving in ducks. J. Physiol. (London) 214: 457–479.
- Calder WA 1981: Scaling of physiological processes in homoeothermic animals. Ann. Rev. Physiol. 43: 301–322.
- Chen CC & Welch KC 2014: Hummingbirds can fuel expensive hovering flight completely with either exogenous glucose or fructose. Funct. Ecol. 28: 589–600.
- Chowdhary DS 1953: A comparative study of the carotid sinus of vertebrates. II. The carotid body and "carotid sinus" of the fowl (*Gallus domesticus*). PhD-Thesis University of Edinburgh, Edinburgh.
- Cicero MT (46 v. Chr.) Buch 4. Brutus: 184.
- Clark CJ & Dudley R 2009: Flight costs of long, sexually selected tails in hummingbirds. Proc. Roy. Soc. B: Biol. Sci. 276: 2109–2115.
- Clark GA 1927: Body weights of birds. Condor 81: 193-202. Cohen DH & Pitts LH 1968: Vagal and sympathetic components of conditioned cardio-acceleration in the pigeon. Brain Res. 9: 15–31.
- Cohen DH, Schnall AM, Macdonald RL & Pitts LH 1970: Medullary cells of origin of vagal cardioinhibitory fibers in the pigeon. I. Anatomical studies of peripheral vagus nerve and the dorsal motor nucleus . J. Comp. Neurol. 140: 299-320.
- Cohen DH & Schnall AM 1970: Medullary cells of origin of vagal cardioinhibitory fibers in the pigeon. Il. Electrical stimulation of the dorsal motor nucleus. J. Comp. Neurol. 140: 321–330.
- Dale HH & Feldberg W 1934: The chemical transmitter of vagus effects to the stomach. J. Physiol. 81: 320–334.
- Davies F 1930: The conducting system of the bird's heart. J. Anat. 64: 129–146.
- Didio LJA 1967: Myocardial ultrastructure and electrocardiograms of the hummingbird under normal and experimental conditions. Anat. Rec. 159: 335–351.
- Diesselhorst G 1965: Klasse Aves, Vögel. In: Riedl R, Klausewitz W, Strenger A, Hellmich W & Diesselhorst G (Hrsg): Handbuch der Biologie. Bd. VI, Das Tier, 2. Teil, Die Stämme des Tierreiches II: 745–866. Akademische Verlagsgesellschaft Athenaion, Konstanz, Stuttgart.

- Dobson GP 2003: On being the right size: heart design, mitochondrial efficiency and lifespan potential. Clin. exp. pharm. physiol. 30: 590–597.
- Drabek CM 1988: Heart and ventricle weights of Antarctic Penguins. Can. J. Zool. 67: 2602–2604.
- Drabek CM 1997: Heart and ventricle weights of the Little Penguin *Eudyptula minor*. Emu 97: 258–261.
- Drinkuth N 2013: Vergleichende Untersuchungen zur Herzleistungsregulation bei Bucerotiformes und einem Vertreter der Cuculiformes unter Berücksichtigung der Nahrungsökologie und des natürlichen Habitats sowie thermoregulatorischer Strategien. PhD Thesis, Univ. Frankfurt a. M.
- Drowowitz B 2012: Vergleichende, physiologische Herzmorphologie bei Vögeln. Diplomarbeit, Univ. Frankfurt a. M.
- Dunson WA 1965: Adaption of heart and lung weight to high altitudes in the Robin. Condor 67: 215–219.
- Eckert R 2002: Tierphysiologie. Georg Thieme, Stuttgart, New York.
- Ehrlich PR, Dobkin DS & Wheye D 1988: The birder's handbook. A Field Guide to the natural history of North American birds, including all species that regularly breed north of Mexico. Simon & Schuster Inc., New York, USA.
- Evans JH 1972: A method of recording heart rate of chicken embryo. Physiol. Behav. 9: 131–132.
- Farner DS & King JR 1972: Avian Biology. Vol. II. Academic Press, New York.
- Ferguson TM, Miller DH, Bradley JW & Atkinson RL 1969: Blood pressure and heart rate of turkeys 17–21 months of age. Poultry Sci. 48: 1478–1481.
- Fernández MJ, Dudley R & Bozinovic F 2011: Comparative energetics of the Giant Hummingbird (*Patagona gigas*). Physiol. Biochem. Zool. 84 3: 333–340.
- Flick DF 1967: Effects of age and diet on heart rate of the developing cockerel. Poultry Sci. 46: 889–894.
- Fowler ME 1991: Comparative clinical anatomy of Ratites. J. Zoo Wildl. Med. 22: 204–227.
- Gerabek WE, Haage BD, Keil G & Wegner W 2005: Enzyklopädie Medizingeschichte. De Gruyter, Berlin, New York.
- Gilbert AB 1961: The innervation of the renal portal valve of the domestic fowl. J. Anat. 95: 594–598.
- Gille U 2008: Herz-, Kreislauf- und Abwehrsystem, Angiologia. In: Salomon FV, Geyer H & Gille U (Hrsg): Anatomie für die Tiermedizin: 404–463. Enke-Verlag, Stuttgart.
- Girard H 1973: Arterial pressure in chick embryos. Amer. J. Physiol. 224: 454–460.
- Glenny FH 1940: A systematic study of the main arteries in the region of the heart. Aves Part I. Belted Kingfisher *Ceryle alcyon* L.), Green Heron *Butorides virescens virescens* L.), Great Blue Heron *Ardea herodias herodias* L.), American Bittern *Botaurus lentiginosus*: Mont. Anat. Rec. 76: 371– 380
- Glenny FH 1943: A systematic study of the main arteries in the region of the heart. Aves VI, Trogoniformes, Part 1. Auk 60: 235–239.
- Glenny FH 1955: Modifications of pattern in the aortic arch system of birds and their phylogenetic significance. Proc. U. S. Nat. Mus. 104: 525–531.
- Goehl K 2015/16: Beobachtungen und Ergänzungen zum "Circa instans". Medizinhist. Mitt. 34: 69–77.
- Goldbogen JA, Cade DE, Calambokidis J, Czapanskiy MF, Fahlbusch J, Friedlaender AS, Gough WT, Kahane-Rapport

- SR, Savoca MS, Ponganis KV & Ponganis PJ 2019: Extreme bradycardia and tachycardia in the world's largest animal. Proc. Natl. Acad. Sci. 116: 25329–25332.
- Goldman SA & Nottebohm F 1983: Neuronal production, migration, and differentiation in a vocal control nucleus of the adult female Canary brain. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 80: 2390–2394.
- Goldschmid E 1924: Größe und Gewicht des Herzens unter normalen und pathologischen Verhältnissen. In: Handbuch der Normalen und Pathologischen Physiologie Bd. 7/1, Blutzirkulation: 141–157. https://link.springer.com/ book/10.1007/978-3-642-99640-5.
- Goodrich ES 1930: Studies on the structure and development of vertebrates. Macmillan, New York.
- Grober J 1908: Über Massenverhältnisse am Vogelherzen. Pflügers Archiv Eur. J. Physiol. 125: 507–521.
- Grubb BR 1983: Allometric relations of cardiovascular function in birds. Am. J. Physiol. Heart Circ. Physiol. 245: H567-H572.
- Guglielmo H 1737: Opera II, Exercitationes de Generatione Animalium. Leyden.
- Haeckel E 1903: Der Stammbaum des Menschen Kapitel X: Über den Ursprung und die Entwicklung der Sinnesorgane. London.
- Hargrove JL 2005: Adipose energy stores, physical work, and the metabolic syndrome: Lessons from hummingbirds. Nutrition J. 4: 36.
- Harshman J, Braun EL, Braun ML, Huddleston ChJ, Bowie RCK, Chojnowski JL, Hackett SJ, Han KL, Kimball RT, Marks BD, Miglia KJ, Moore WS, Reddy S, Sheldon FH, Steadman DW, Steppan SJ, Witt CC & Yuri T 2008: Phylogenomic evidence for multiple losses of flight in ratite birds. Proc. Nat. Acad. Sci. 105: 13462–13467.
- Hartmann FA 1954: Cardiac and pectoral muscles of Trochilids. Auk 71: 467–469.
- Hartmann FA 1955: Heart weight in birds. Condor 57: 221–223.
- Harvey W 1628: Exercitatio Anatomica de Motu Cordis et Sanguinis in Animalibus (Anatomische Studien über die Bewegung des Herzens und des Blutes in Tieren). Frankfurt/Main.
- Harvey W 1651: Exercitationes de Generatione Animalium (Studien über die Erzeugung der Tiere). Frankfurt/Main.
- Healy S & Calder WA 2006: Rufous Hummingbird *Selasphorus rufus*. In: Rodewald PG (ed): The Birds of North America. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, New York, USA.
- Helb M & Prinzinger R 2009: Leistungsparameter des Vogelherzens vergleichende Untersuchungen an Ringeltaube *Columba palumbus* und Mäusebussard *Buteo buteo*. Vogelwarte 47: 329–330.
- Hirakow R 1970: Ultrastructural characteristics of the mammalian and sauropsidian heart. Amer. J. Cardiol. 25: 195–203.
- Hoffmann R & Prinzinger R 1984: Torpor und Nahrungsausnutzung bei 4 Mausvogelarten (Coliiformes). J. Ornithol. 125: 225–237.
- Hoyle G 1983: Muscles and their neural control. 8. Muscle cell diversity: 293–299. John Wiley & Sons, New York.
- Huai G, Qi P, Yang H & Wang Y 2016: Characteristics of  $\alpha$ -Gal epitope, anti-Gal antibody,  $\alpha$ 1,3 galactosyltransferase and its clinical exploitation (Review). Int. J. Mol. Med. 37:11–20.

- Hudson JW & Brush AH 1963: A Comparative study of the cardiac and metabolic performance of the Dove and the Quail. Comp. Biochem. Physiol. 12: 157–170.
- Hund K, Prinzinger R & Mörike R 1974: Tiefe Hypothermie bei jungen Zwergdommeln (*Ixobrychus minutus*). J. Ornithol. 166: 371–372.
- Johansen K & Krog J 1959: Peripheral circulatory response to submersion asphyxia in the duck. Acta Physiol. Scand. 46: 194–200.
- Johansen K & Reite OB 1964: Cardiovascular responses to vagal stimulation and cardioaccelerator nerve blockade in birds. Comp. Biochem. Physiol. 12: 479–487.
- Johansen K & Tönnesen KH 1969: Blood flow in the interdigital web of sea gull at low temperatures. Acta Physiol. Scand. 76: 21A–22A.
- Johnston DW & Williamson FSL 1960: Heart weight of North American crows and ravens. Wilson Bull. 72: 248–252.
- Jolly J 1910: Recherches sur les ganglions lymphatiques des oiseaux. Arch. Anat. Microsc. Morphol. Exp. 11: 179–290.
- Jones DR 1969: Avian afferent vagal activity related to respiratory and cardiac cycles. Comp. Biochem. Physiol. 28: 961–965.
- Jones DR & Holeton GF 1972a: Cardiovascular and respiratory responses of ducks to progressive hypocapnic hypoxia. J. Exp. Biol. 56: 657–666.
- Jones DR & Holeton GF 1972b: Cardiac output of ducks during diving. Comp. Biochem. Physiol. 41A: 639–645.
- Jones DR & Johansen K 1972: The blood vascular system of birds. In: Farner DS, King JR & Parkes KC (eds.): Avian Biology Vol. II: 158–285.
- Jones DR & Purves MJ 1970a: The carotid body in the duck and the consequences of its denervation upon the cardiac responses to immersion. J. Physiol. (London) 211: 279–294.
- Jones DR & Purves MJ I970b: The effect of carotid body denervation upon the respiratory response to hypoxia and hypercapnia in the duck. J. Physiol. (London) 211: 295–300.
- Jung F 1934: Physiologische Versuche über Pressorezeptoren an der Karotisteilungsstelle bei Vögeln. Z. Kreislaufforsch. 26: 328–335.
- Jung T 2007: Lipofuscin: formation, distribution, and metabolic consequences. Ann. N. Y. Acad. Sci. 1119: 97–111.
- Jürgens H 1909: Über die Wirkung des Nervus vagus auf das Herz der Vögel. Arch. Ges. Physiol. Mensch Tiere 129: 506–510.
- Kaufmann E 1922: Lehrbuch der speziellen und pathologischen Anatomie. De Gryter, Berlin u. Leipzig.
- Kaupp BF 1918: The Anatomy of the Domestic Fowl. Saunders. Philadelphia.
- Kent GC 1987: Comparative Anatomy of the Vertebrates (7th ed.). 11. Muscles: 326–374. Brown Publishers, Dubuque, Iowa.
- Kern A 1926: Das Vogelherz. Untersuchungen an *Gallus domesticus*. Gegenbaurs Jahrb. Physiol. 56: 264–315.
- King AS, Molony V, McLelland J, Bowsher DR & Mortimer MF 1968: Afferent respiratory pathways in the avian vagus. Experientia 24: 1017–1018.
- King AS & Payne DC 1964: Normal breathing and the effects of posture in *Gallus domesticus*. J. Physiol. (London) 174: 340–347.
- Kisch B 1951: The electrocardiogram of birds (chicken, duck, pigeon). Exp. Med. Surg. 9: 103–124.
- König HE & Liebich HG 2001: Anatomie und Propädeutik des Geflügels. Schattauer, Stuttgart.

- Krüger K, Prinzinger R & Schuchmann KL 1981: Vergleichende Untersuchungen zum Torpor bei Kolibris. 93. J. Vers. Dt. Ornithol. Ges., Melk/Österreich (J. Ornithol. 123: 349–350; 1982).
- Krüger K., Prinzinger R & Schuchmann KL 1982: Torpor and metabolism in hummingbirds. Comp. Biochem. Physiol. 73A: 679–689.
- Lasiewski RC 1964: Body Temperatures, Heart and Breathing Rate, and Evaporative Water Loss in Hummingbirds. Physiol. Zool. 37 2: 212–223.
- Lasiewski RC & Calder WA 1971: A preliminary allometric analysis of respiration variables in birds. Resp. Physiol. 11: 152–166
- Laughlin KF, Lundy H & Tait JA 1976: Chick embryo heart rate during the last week of incubation: population studies. Poultry Sci. 17: 293–301.
- Löer F 1911: Vergleichende Untersuchungen über die Masse und Proportionalgewichte des Vogelherzens. Pflügers Arch. Ges. Physiol. 140: 293–324.
- Loewi O 1921: Über humorale Übertragbarkeit der Herznervenwirkung. Pflüger's Arch. Physiol. 189: 239–242.
- Lumeij JT, Remple JD, Redig OT, Lierz M & Cooper JE 1998: Raptor biomedicine III, including bibliography of diseases of birds of prey. Zoological Education Network, Lake Worth.
- MacIntosh BR, Gardiner PF & McComas AJ 2006: Muscle architecture and muscle fiber anatomy. Skeletal muscle: Form and Function. Human Kinetics: 3–21.
- Marshall AJ 1960: Biology and comparative physiology of Birds. Vol. I. Academic Press, New York, London.
- Meijler FL & Meijler TD 2011: Archetype, adaptation and the mammalian heart. Neth. Heart J. 19:142–148.
- Mönckeberg JG 1924: Das Herz. Handbuch der speziellen und pathologischen Anatomie und Histologie, Bd. II. Springer, Berlin.
- Moore EN 1965: Experimental electrophysiological studies on avian hearts. Ann. N. Y. Acad. Sci. 127: 127–144.
- Moyes ChD & Schulte PM 2008: Tierphysiologie. Pearson Studium. München, Harlow, Amsterdam u. a.
- Murphy KM & Weaver C (2018): Janeway Immunobiology. Springer, Heidelberg.
- Nickel R, Schummer A & Seiferle E 2004: Lehrbuch der Anatomie der Haustiere. Bd. III: Kreislaufsystem. Parey, Singhofen.
- Norris RA & Williamson FSL 1955: Variation in relative heart size of certain passerines with increase in altitude. Wilson Bull. 67: 78–83.
- Nottebohm F 1981: A brain for all seasons: Cyclical anatomic changes in song control nuclei of the Canary brain. Science 214: 1368–1370.
- Nottebohm F 1985: Neuronal replacement in adulthood. Ann. N. Y. Acad. Sci. 457: 143–161.
- Nottebohm F 2002: Neuronal replacement in adult brain. Brain Res. Bull. 57: 737–749.
- Noujaim SF, Lucca E, Muñoz V, Persaud D, Berenfeld O, Meijler FL & Jalife J 2004: From mouse to whale: a universal scaling relation for the PR Interval of the electrocardiogram of mammals. Circulation 110: 2802–2808.
- Paton JA & Nottebohm F 1984: Neurons generated in the adult brain are recruited into functional circuits. Science 225: 1046–1048.
- Patten BM 1948: The early embryology of the chick. Blakiston, Philadelphia.

- Penzlin 2009: Lehrbuch der Tierphysiologie. 7. Auflage. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.
- Podulka SR, Rohrbaugh W & Bonney R 2004: Handbook of bird biology. Cornell Lab. Ornith., Ithaca.
- Premuda L 1957: Guglielmo Harvey: De motu cordis. Edizione de "Il giardino di Esculapio". Milano.
- Prinzinger R 1983: Torpor Leben auf (Energie)-Sparflamme. Kosmos 1983 (8): 22–24.
- Prinzinger R 1996: Das Geheimnis des Alterns. Die programmierte Lebenszeit bei Mensch, Tier und Pflanze. Campus, Frankfurt, New York.
- Prinzinger R 2013: Wie großherzig sind Vögel. Bekanntes und Neues aus der Erforschung des Vogelherzens. Ornithol. Beob. 110: 281–294.
- Prinzinger R 2014a: Bekanntes und Neues aus der Erforschung des Vogelherzens. Kleintiermedizin 3: 103–113.
- Prinzinger R 2014b: Vögel in Kunst, Kultur und Kommerz. In: Janich P (Hrsg): Der Mensch und seine Tiere. Mensch-Tier-Verhältnisse im Spiegel der Wissenschaften. Schr. Wiss. Ges. Frankfurt 23: 93–120. Steiner, Stuttgart.
- Prinzinger R 2020: Der springende Punkt: Vergleichende Physiologie und Morphologie des Vogel-Herzens. Von Aristoteles bis zur Xenotransplantation von Nandu-Herzen. Sitzungsber. Wiss. Ges. JWG-Universität Frankfurt/ Main; Bd. LVII, Nr. 3. Steiner, Stuttgart.
- Prinzinger R, Göppel R & Lorenz A 1981: Der Torpor beim Rotrückenmausvogel *Colius castanotus*. J. Ornithol. 122: 379–392.
- Prinzinger R, Haubitz B, Eichhorn G & Nothwang U 2003: Comparative heart mass in Blue-naped Mousebirds (*Urocolius macrourus*) and Speckled Mousebirds (*Colius striatus*). Ostrich 74: 139–140.
- Prinzinger R & Haupt C 2009: Die Ontogenese des Herzens beim Mauersegler *Apus apus*: Osnabr. Naturw. Mitt. 35: 249–254
- Prinzinger R, Lübben I & Jackel S 1986: Vergleichende Untersuchungen zum Energiestoffwechsel bei Kolibris und Nektarvögeln. J. Ornithol. 127: 303–313.
- Prinzinger Ř, Schäfer T & Schuchmann KL 1992a: Energy metabolism, respiratory quotient and breathing parameters in two convergent small bird species: the Fork-tailed Sunbird (*Aethopyga christinae* Nectariniidae) and the Chilean Hummingbird (*Sephanoides sephanoides* Trochilidae). J. Thermal Biol. 17: 71–79.
- Prinzinger R, Schleucher E & Pressmar A 1992b: Langzeittelemetrie der Körpertemperatur mit synchroner Bestimmung des Energiestoffwechsels beim Blaunackenmausvogel (*Urocolius macrourus*) unter Normal- und Lethargiebedingungen (Torpor). J. Ornithol. 133: 446–450.
- Prinzinger R & Siedle K 1986: Experimenteller Nachweis von Torpor bei jungen Mehlschwalben *Delichon urbica*. J. Ornithol. 127: 95–96.
- Prinzinger R & Siedle K 1988: Ontogeny of metabolism, thermoregulation and torpor in the House Martin *Delichon u. urbica* (L.) and its ecological significance. Oecologia 76: 302–312.
- Remane A, Storch V & Welsch U 1985: Kurzes Lehrbuch der Zoologie. 5. Auflage. Gustav Fischer, Stuttgart.
- Rensch B 1931: Der Einfluß des Tropenklimas auf den Vogel. Proc. VII. Int. Congr. Amsterdam 1930: 197–205.
- Ridgely RS & Greenfield PG 2001: The Birds of Ecuador. Cornell University Press, Ithaca, New York.

- Ringer RK & Rood K 1959: Hemodynamic changes associated with aging in the broad-breasted Bronze turkey. Poultry Sci. 38: 395–397.
- Ringer RK, Sturkie PD & Weiss HS 1957: Role of gonads in the control of blood pressure in chickens. Am. J. Physiol. 190: 54–56.
- Romer AS & Parsons TS 1983/1991: Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. 5. Aufl., Nachdruck 1991. Parey, Hamburg und Berlin.
- Ruberte J, König HE & Liebich HG 2001: Kapitel 11: Organe des Herz-Kreislauf-Systems. In: König HE & Liebich HG (Hrsg): Anatomie und Propädeutik des Geflügels: 143–160. Schattauer, Stuttgart.
- Salomon FV, Geyer H & Gille U 2008: Anatomie für die Tiermedizin. Enke, Stuttgart.
- Salomon FV, Geyer H & Gille U 2015: Anatomie für die Tiermedizin. Thieme, Stuttgart.
- Sapir N & Dudley R 2012: Backward flight in hummingbirds employs unique kinematic adjustments and entails low metabolic cost. J. Exp. Biol. 215: 3603–3611.
- Schaub R & Prinzinger R 1999: Heart rates long-term telemetry and energy metabolic rate during the diurnal cycle in normothermic and torpid African Blue-naped Mousebirds (*Urocolius macrourus*). Comp. Biochem. Physiol. A 124: 439–445.
- Scott W, Stevens J & Binder-Macleod S 2001: Human skeletal muscle fiber type classifications. Physical Therapy 81: 1810–1816.
- Silbernagl S & Despopoulos A 2012: Taschenatlas Physiologie. Thieme, Stuttgart.
- Skutch AF & Singer AB 1973: The Life of the Hummingbird. Crown Publishers, New York.
- Slautterback DB 1965: Mitochondria in cardiac muscle cells of the Canary and some other birds. J. Cell Biol. 24: 1–21.
- Soliman, FA & Huston TM 1972: The photoelectric plethysmography technique for recording heart rate in chick embryo. Poultry Sci. 51: 651–658.
- Sommer JR & Johnson EA 1969: Cardiac muscle. A comparative ultrastructural study with special reference to frog and chicken hearts. Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat. 98: 437–468
- Sommer JR & Steere RJ 1969: A propos: Transverse tubules in chicken cardiac muscle. Fed. Proc. Fed. Amer. Soc. Exp. Biol. 28: 328.
- Speckmann EW & Ringer RK 1963: The cardiac output and carotid and tibial pressure of the Turkey. J. Biochem. Physiol. 41: 2337.
- Stahl WR 1965: Organ weights in primates and other mammals. Science 150: 1039–1042.
- Stannius HF 1852: Zwei Reihen physiologischer Versuche. Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medizin Berlin: 85–100.
- Storch V & Welsch U 2005: Kurzes Lehrbuch der Zoologie: 606–611. Springer, Heidelberg.
- Straub J, Valerius KP, Pees M & Krautwald-Junghans ME 2002: Morphometry of the heart of Budgerigars (*Melopsittacus undulatus*), Alisterus Parrots (*Alisterus scapularis*) and Common Buzzards (*Buteo buteo*). Res. Vet. Sci. 72: 147–151.
- Sturkie PD & Vogel 1959: Avian Physiology. Springer, New York, Heidelberg, Berlin.
- Sturkie PD & Chillseyzn J 1972: Heart rate change with age in chickens. Poultry Sci. 51: 906–911.

- Sturkie PD 1976: Avian Physiology. Springer. New York, Heidelberg, Berlin.
- Suarez RK 1992: Hummingbird flight: Sustaining the highest mass-specific metabolic rates among vertebrates. Experientia 48: 565–570.
- Tadjalli M, Ghazi SR & Parto P 2009: Gross anatomy of the heart in Ostrich (*Struthio camelus*). Iran. J. Vet. Res. 10: 21–27.
- Taniguchi FA Neefhling R, Oriol T, Kobayashis Y, Ye M, Niekrasz L, Peters S, Kosanke E, Koren E & Cooper DKC 1996: Ratites (Ostrich, Emu) as potential heart donors for humans: Immunologic, anatomic, and physiologic considerations. Xenotransplantation 3: 1399–3089.
- Thorel C 1915: Pathologie der Kreislauforgane des Menschen. Ergeb. Allg. Pathol. pathol. Anat. XVII. Jg. II. Bergmann, Wiesbaden.
- Tobalske BW, Biewener AA, Warrick DR, Hedrick TL & Powers DR 2010: Effects of flight speed upon muscle activity in hummingbirds. J. Exp. Biol. 213: 2515–2523.
- Tobalske BW, Warrick DR, Clark CJ, Powers DR, Hedrick TL, Hyder GA & Biewener AA 2007: Three-dimensional kinematics of hummingbird flight. J. Exp. Biol. 210: 2368– 2382.
- Videler JJ 2005: Avian Flight. Oxford University Press, Ornithology Series, New York
- Viscor G & Fuster JF 1986: Relationships between morphological parameters in birds with different flying habits. Comp. Biochem. Physiol. 87A: 231–249.
- Viscor G, Marques MS & Palomeque J 1985: Cardiovascular and organ weight adaptations as related to flight activity in birds. Comp. Biochem. Physiol. 82A: 597–599.

- Walzer C, Bögel R, Fluch E, Karl E, Schober F & Prinzinger R 1998: Intraabdominal implantation of a multisensory telemetry system in a free-living Griffon Vulture (*Gyps fulvus*). In: Lumeneeij JT, Remple JD, Redig OT, Lierz M. & Cooper JE (eds): Raptor biomedicine III, including bibliography of diseases of birds of prey: 313–319. Zoological Education Network, Lake Worth.
- Warrick DR, Tobalske BW & Powers DR 2005: Aerodynamics of the hovering hummingbird. Nature 435: 1094–1097.
- Welch Jr KC & Chen CC 2014: Sugar flux through the flight muscles of hovering vertebrate nectarivores: a review. J. Comp. Physiol. B 184: 945–959.
- Welch Jr KC & Suarez RK 2007: Oxidation rate and turnover of ingested sugar in hovering Anna's (*Calypte anna*) and Rufous (*Selasphorus rufus*) Hummingbirds. J. Exp. Biol. 210: 2154–2162.
- West GB & Brown JH 2005: The origin of allometric scaling laws in biology from genomes to ecosystems: towards a quantitative unifying theory of biological structure and organization, J. exp. Biol. 208: 1575–1592.
- Westheide W & Rieger G 2015: Spezielle Zoologie. Teil 2: Wirbel- oder Schädeltiere. Springer, Heidelberg.
- Wigglesworth VB 1966: Physiologie der Insekten. Birkhäuser, Basel.
- Williamson FS & Norris PA 1958: Data on relative heart size of the Wrabling Vireo and other passerines from high altitudes. General Notes 70: 90–91.
- Wolters HE 1982: Die Vogelarten der Erde. Parey, Berlin.
- Zimmermann H 2018: Plastizität und Erneuerung im adulten Gehirn. Sitzungsber. Wiss. Ges. Uni. Frankfurt/Main LV/1. Franz Steiner, Stuttgart.

## ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Vogelwarte - Zeitschrift für Vogelkunde

Jahr/Year: 2022

Band/Volume: <u>60\_2022</u>

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

Artikel/Article: Vergleichende Morphologie und Physiologie des Vogel-Herzens. Vom aristotelischen "Springenden Punkt" zur Xenotransplantation von Vogelherzen 11-38