

5 Diskussion

5.1 Entwicklung von Körpertemperatur und Wärmeproduktion im letzten Drittel der Bebrütungszeit

Die im untersuchten Bebrütungszeitraum festgestellte Entwicklung der WP bei normaler UT von 37,5 °C zeigte im Wesentlichen den für praecociale Vogelarten typischen Verlauf, indem sie einer exponentiellen Wachstumskurve folgte. Sie entsprach den Phasen 1–3 des Modells von WHITTOU und TAZAWA (1991) [s. Kapitel 2]. Nach einem nahezu linearen Anstieg der WP am Beginn des untersuchten Bebrütungszeitraumes folgte die von zahlreichen Autoren beschriebene (RAHN *et al.*, 1974; PRINZINGER *et al.*, 1995) charakteristische Plateauphase. Sie erstreckte sich bei den Entenembryonen vom 29.–32. Bt (85–94 % der Bebrütungszeit) und begann bei den Hühnerembryonen am 19. Bt (90,5 % der Bebrütungszeit). Nach VLECK *et al.* (1979) beginnt die Plateauphase bei etwa 80 % der Bebrütungszeit. PRINZINGER *et al.* stellten 1995 bei *Cairina moschata* eine Plateauphase von 5–6 Tagen Dauer (73–91 % der Bebrütungszeit) und bei *Gallus gallus f. domestica* von 2–3 Tagen Dauer (81–90 % der Bebrütungszeit) fest. PAULICK (1993) fand bei der Moschusente ein Plateau vom 26. bis 31. Bt, THIELE (1994) vom 28. bis 32. Bt. Der spätere Beginn der Plateauphase sowie die höhere mittlere WP während dieser im Vergleich zu den Ergebnissen von VLECK *et al.* (1980) und PRINZINGER *et al.* (1995) gründet sich vor allem auf die unterschiedlichen Definitionen des Begriffes „Plateau“. Die genannten Autoren definieren das Plateau als klare Unterbrechung eines kontinuierlichen exponentiellen Anstieges des Sauerstoffverbrauches bei fortschreitender Brutdauer. Sie erfassen dadurch bereits geringe Änderungen dieses Anstieges beim Übergang in die Plateauphase und stellen somit einen früheren Beginn des Plateaus fest. Es erscheint jedoch sinnvoll die o.g. Definition dahingehend zu erweitern, daß die Bebrütungszeit keinen oder nur einen geringen Einfluß auf die WP (Sauerstoffverbrauch) hat.

Als weitere Ursachen für Abweichungen in der Lage des Plateaus bei anderen Autoren können methodische Unterschiede in Betracht gezogen werden. So verwendeten PAULICK (1993) und THIELE (1994) ein geschlossenes System nach SCHOLANDER (SCHOLANDER,

1942) zur Messung des Sauerstoffverbrauches, während hier ein halboffenes System mit Sauerstoffanalysator (s. Kapitel 3) zum Einsatz kam.

Die Entenembryonen zeigten im Anschluß an das Plateau einen starken Anstieg der WP, bedingt durch die nach dem *internal pipping* allmählich einsetzende Lungenatmung und die damit verbundene Erhöhung der Sauerstoffaufnahme. Der fehlende sekundäre Anstieg der WP nach der Plateauphase bei den Hühnerembryonen hat seine Ursachen wahrscheinlich im geringen zeitlichen Abstand von Plateauende und Schlupf. Da die Versuche jeweils am Beginn eines Bt durchgeführt wurden, konnten Veränderungen der WP am Ende des 21. Bt nicht erfaßt werden. Dazu kam, daß einige Embryonen erst im Laufe des 22. Bt schlüpften. Langzeitversuche in Vorbereitung der Untersuchungen hatten ergeben, daß es auch beim Huhn vor dem Schlupf zu einem deutlichen Anstieg der WP kommt.

Im Gegensatz zu den meisten Arbeiten über die WP bei Vogelembryonen wurde in den vorliegenden Untersuchungen auch die KT erfaßt. Schon zu Beginn des Untersuchungszeitraumes lag sie über der UT (Abb. 4, Abb. 5), stieg mit zunehmendem Alter nahezu parallel zur WP an und wies wie die WP im selben Zeitraum ein Plateau auf. Für die Erklärung des signifikanten linearen Zusammenhanges zwischen WP und KT bei normaler UT bestehen zwei Theorien:

a) Die steigende KT könnte das Ergebnis zunehmenden Stoffwechsels, verbunden mit erhöhtem Sauerstoffverbrauch, basierend auf dem embryonalen Wachstum sein. Dieses Wachstum umfaßt sowohl die Erhöhung der metabolisch aktiven Körpermasse (RICKLEFS und STARCK, 1998) als auch die Reifung der wärmeproduzierenden Gewebe (EPPLEY und RUSSELL, 1995).

Eine Steigerung der Körperkerntemperatur bei zunehmendem Sauerstoffverbrauch tritt auf, wenn nervale Mechanismen und Stellglieder der Thermoregulation nicht wirksam sind. Wären sie voll wirksam, müßte sich ein eng geregeltes Gleichgewicht zwischen Wärmeabgabe und WP einstellen und die Körperkerntemperatur nahe dem thermoregulatorischen Sollwert liegen. Andere Untersuchungen zeigten jedoch, daß endotherme Reaktionen bei Hühner- und Entenembryonen nur in einem eng begrenzten Temperaturbereich vorkommen (NICHELMANN *et al.*, 1998, NICHELMANN und TZSCHENTKE, 1999) und die Effektivität der thermoregulatorischen Stellglieder, wie beispielsweise der Wärmeabgabemechanismen sehr beschränkt ist (NICHELMANN und

TZSCHENTKE, 1999). Dagegen bestehen nur geringe Unterschiede zwischen den nervalen Mechanismen der Thermoregulation bei der Moschusente während der späten embryonalen und der frühen postnatalen Phase (TZSCHENTKE und BASTA, 2000).

b) Ebenso könnte die zunehmende WP das Ergebnis steigender Körperkerntemperatur aufgrund eines erhöhten thermoregulatorischen Sollwertes (TZSCHENTKE und NICHELMANN, 1999), wie bei adulten praecocialen Vögeln nachgewiesen, sein.

Möglicherweise treffen beide Theorien zu, jedoch sind weitere Untersuchungen nötig, um ihre relative Bedeutung und den Zeitpunkt ihres Wirksamwerdens zu bestimmen.

5.2 Entwicklung thermoregulatorischer Mechanismen zum Schutz vor tiefen Umgebungstemperaturen im embryonalen Zeitraum

Zur Beantwortung einer Abkühlung ihrer Umgebung stehen den Embryonen der untersuchten Vogelarten nur wenige Effektorsysteme, wie die Beeinflussung des konvektiven Wärmetransportes im Rahmen des Herz-Kreislaufsystems und die WP zur Verfügung. Letztere steht bei der vorliegenden Arbeit im Vordergrund. Die Effektivität dieser Systeme im Dienste der Thermoregulation ist jedoch sehr gering.

Dies widerspiegelt sich in der KT. Sie ist im TRS adulter Vögel die geregelte Größe und wird in engen Grenzen konstant gehalten. Nur einige der untersuchten Embryonen vermochten es lediglich am letzten Bt als Parafeten, den Abfall der KT bei geringer Abkühlung der Umgebung um bis zu 1 K kurzzeitig zu verzögern (Abb. 11). HOLLAND (1998) untersuchte in diesem Zusammenhang die Zeit, die verging, bis sich die KT bei einer UT-Absenkung von 3 K um 1 K verringerte. Er verglich dabei lebende und abgestorbene Embryonen von Moschusente und Haushuhn und kam zu dem Ergebnis, daß die Hühnerembryonen ab dem 19. und die Entenembryonen ab dem 31. Bt signifikant mehr Zeit für die Abkühlung benötigten als die toten Vergleichstiere.

Die übergroße Mehrzahl der untersuchten Tiere zeigte unmittelbar nach der UT-Absenkung einen exponentiellen Abfall der KT (Abb. 10, Tabelle 1), wie z.B. von TAZAWA und NAKAGAWA (1985) beschrieben. Am Ende der dreistündigen Einwirkung der tiefen UT ging der Abfall der KT gegen null. Daraus läßt sich folgern, daß sich im Embryo ein neues Gleichgewicht zwischen WP und Wärmeabgabe eingestellt hatte. TAZAWA und RAHN (1987) definierten diesen Zustand als *quasi-equilibrium state*, der durch eine

maximale Änderung der KT um $0,1 \text{ K}\cdot\text{h}^{-1}$ gekennzeichnet ist. Bei starker UT-Absenkung auf $28 \text{ }^\circ\text{C}$ benötigten ihre Hühnerembryonen 4–5 h zur Einstellung dieses Gleichgewichtes. Aus methodischen Gründen wurde die Einwirkungszeit der niedrigen UT in den vorliegenden Untersuchungen auf 3 h begrenzt und die KT-Änderung in der letzten halben Stunde des Versuches ausgewertet. Nur bei einem UT-Abfall $> 3 \text{ K}$ wurde das *quasi-equilibrium state* nicht ganz erreicht (Tabelle 1). Die KT lag am Versuchsende bei beiden Vogelarten um den Betrag der UT-Absenkung niedriger als die Ausgangskörpertemperatur. Zwischen ΔKT und der UT bestand bei beiden Arten eine hochsignifikante Beziehung. Ein Einfluß des Alters der Embryonen konnte in diesem Zusammenhang nicht nachgewiesen werden (Korrelation; $p > 0,05$).

Diese Ergebnisse zeigen, daß die Embryonen der untersuchten Tierarten nicht in der Lage waren, ihre KT bei einem Abfall der UT wirksam zu regeln, jedoch gegen Ende der Bebrütungszeit den Abfall der KT bei moderater UT-Absenkung kurzzeitig verzögern konnten.

Generell kam es bei allen Abkühlungsversuchen zu einem absoluten Abfall der WP. Dieser läßt sich als Ergebnis zweier gegenläufiger Prozesse erklären:

- 1) Der Temperaturabfall an den wärmeproduzierenden Zellen führt gemäß der van't Hoff'schen Regel zu einem Abfall der WP.
- 2) Aufgrund nervaler Mechanismen der Thermoregulation kommt es zu einem Anstieg der WP. Die Funktion dieser Mechanismen ist möglich, da die nervalen Grundlagen des TRS im Verlaufe der Ontogenese bei praecocialen Vögeln sehr frühzeitig morphologisch nachweisbar sind (ROLNIK, 1970) und Thermosensitivität im Hypothalamus der Moschusente am 28. Bt nachgewiesen wurde (TZSCHENTKE und BASTA, 2000) [vgl. Kapitel 2.2.1]. BOULANT (unpubl.) fand Thermosensitivität im Hypothalamus des Huhnes bereits am 14. Bt.

Wie bereits gezeigt wurde, kam es im untersuchten Abschnitt der Embryonalentwicklung zu einem, nur von einem kurzen Plateau unterbrochenem, stetigen Anstieg der WP. Ebenso wurde bei beiden Tierarten ein signifikanter negativer Einfluß der Bebrütungszeit auf die Höhe des relativen Abfalls der WP bei ΔUT von 3 bzw. 6 K nachgewiesen. Diesem Trend folgend, gelang es einzelnen Embryonen beider Vogelarten am letzten Bt bei geringer UT-Absenkung, ihre WP konstant zu halten oder zu steigern. So kam es bei zwei

Versuchsgruppen sogar zu einem, wenn auch nicht signifikanten, mittleren Anstieg der WP (vgl. Kapitel 4.2.1.2). Bei den Entenembryonen lag der Anstieg um 1,6 % höher als bei den Hühnerembryonen, trotz stärkerer UT-Absenkung. Bemerkenswert erscheint dabei, daß wie in Abb. 19 dargestellt, dieser Anstieg der WP bei noch geringerer UT-Absenkung nicht weiter zunahm, wie nach dem linearen Zusammenhang zwischen Δ WP und UT bis zu einer UT von 34,5 °C zu erwarten gewesen wäre, sondern die WP im Versuchsverlauf abfiel.

Hieraus kann geschlossen werden, daß es sich bei dem Maximum der WP unter Kälteeinwirkung um die *peak metabolic rate (PMR)* [Synonym: *summit metabolism*] handelt.

Im *Glossary of terms for thermal physiology* (IUPS THERMAL COMMISSION, 2001) ist sie beschrieben als: „*The highest metabolic rate that induced in a resting animal by any cold environment*“. Beim unbedeckten erwachsenen Menschen wird sie bei einer UT von 0 bis 5 °C, beim Neugeborenen dagegen bei etwa 23 °C erreicht (BRÜCK, 1993). Legehennen erreichen die PMR erst unterhalb von 0 °C (VAN KAMPEN, 1984). Die relativ hohe UT bei der PMR der untersuchten Embryonen (Ente 36,0 °C; Huhn 36,5 °C) war einerseits Ausdruck ihrer geringen Wärmeproduktionskapazität und andererseits dokumentierte sie die aufgrund des begrenzten Energievorrates im Ei sinnvolle Strategie der Embryonen, bei UT Abfall durch Verminderung ihres Stoffwechsels Energie zu sparen. Geschützt durch ihre relativ hohe Kältetoleranz können sie dabei in Abhängigkeit von Tierart und Entwicklungsstand extreme Temperaturen über eine gewisse Zeit überstehen, wobei die Überlebenszeit mit zunehmender Bebrütungszeit abnimmt. So überlebten Hühnerembryonen einen mehr als zehnstündigen Herzstillstand bei einer UT von 8 °C (TAZAWA und RAHN, 1986).

NICHELMANN *et al.* (1994) beschrieben bei Entenembryonen einen parabelförmigen Verlauf der Beziehung zwischen WP und UT mit einem Extremwert der WP bei 37,5 °C. Die von ihnen untersuchten benachbarten UT lagen jedoch bei 35,5 bzw. 39,0 °C, so daß eine PMR zwischen 35,5 und 37,5 °C übersehen werden konnte.

THIELE (1994) stellte ebenfalls ein Maximum der WP bei der Moschusente am Ende der Bebrütungszeit bei 36,0 °C fest und vermutete, daß es sich durch Temperaturerfahrungen der Embryonen beeinflussen ließe.

Hier sind weitere Untersuchungen nötig, so auch zur Klärung des wahrscheinlichen Einflusses der Bebrütungszeit auf die PMR.

Bei der altersabhängigen Darstellung von ΔWP (Abb. 15, Abb. 16) fielen lokale Minima bei der Ente bei UT 31,5 °C (28. Bt) und beim Huhn bei beiden tiefen UT (19. Bt) auf. Von anderen Extremwerten unterschieden sie sich durch relativ geringe Standardabweichungen. Bei den Hühnerembryonen trafen sie genau mit dem Beginn der Plateauphase zusammen und spiegeln wahrscheinlich die Auswirkungen des relativen Sauerstoffmangels im Ei wider. Das Minimum am 28. Bt bei den Entenembryonen lag einen Tag vor dem festgestellten Plateaubeginn. Im Zusammenhang mit den zitierten Ergebnissen anderer Autoren und der relativ starken Streuung der WP-Werte bei normaler UT in diesem Abschnitt kann man vermuten, daß der tatsächliche Beginn der Plateauphase möglicherweise besser unter Kältestress zu ermitteln ist und hier am 28. Bt lag. Darüber hinaus fordert der unmittelbare Anstieg der WP nach den Minima eine differenziertere Betrachtung des Plateaus. KLUDIG (1991) stellte bei ihren Untersuchungen an Moschusentenembryonen das *internal pipping* durchschnittlich am 28. Bt fest. In Verbindung mit HOLLANDS (1998) Aussage, daß diese Embryonen nach dem *internal pipping* eine hohe Variabilität in der Reifung ihrer Lungenfunktion zeigten, ließe sich die uneinheitliche metabolische Reaktion der Embryonen auf Kältereize während der Plateauphase erklären.

Die Analyse der Reaktion der einzelnen Embryonen bei geänderter UT erfolgte in zwei Schritten.

Zunächst erfolgte die Berechnung einer Regression zweiten Grades zur Beschreibung der Beziehung zwischen WP und KT. Dabei traten zwei Verlaufsformen auf:

Typ 1: Zu Beginn des Absinkens der KT kam es zu einer vorübergehenden Erhöhung der WP.

Typ 2: Von Beginn des Absinkens der KT an sank auch die WP ab.

Die Verteilung der Typen in Abhängigkeit von Tierart, Bt und UT geht aus Tabelle 2 hervor. Bei Typ 1 liegt die Vermutung nahe, daß es sich auch hier um das Auftreten der PMR handelt. Bei zunächst noch hoher KT nimmt der Embryo die beginnende Abkühlung wahr. Über nervale Mechanismen kommt es zur Steigerung der WP. Entgegen diesem Prozeß bewirkt der Temperaturabfall an den wärmeproduzierenden Zellen entsprechend der van't Hoff'schen Regel eine Senkung der WP. Aufgrund der bereits erwähnten geringen

Effektivität der embryonalen WP dominiert der Effekt der van't Hoff'schen Regel. Unterstützt wird diese Annahme von dem bei geringerer ΔUT und bei den Entenembryonen häufigerem Auftreten von Typ 1. Letztere besitzen gegenüber den Hühnerembryonen eine größere Ei- und Embryonenmasse (STARCK, 1998), wodurch sie mehr Wärme speichern und auch produzieren können. Darüber hinaus gelten nach NICE (1962) Gänsevögel (*Anseriformes*) als stärker praecocial als Hühnervögel (*Galliformes*). TZSCHENTKE (1994) wies bei Moschusentenküken am ersten Lebenstag eine höhere lebendmassebezogene WP als bei Puten und Hühnern gleichen Alters nach. Unter Berücksichtigung des höheren Anteils von Typ 1-Reaktionen und ihrer signifikanten Zunahme in Abhängigkeit von der Bebrütungszeit bei der Moschusente kann man auf ein zum Zweck der Kälteabwehr besser ausgeprägtes TRS als beim Hühnerembryo im perinatalen Zeitraum schließen. Dies verwundert angesichts der tropischen Heimat der Wildform der Moschusente. Möglicherweise erfordert der Wasserkontakt beim Schwimmen einen besseren Kälteschutz.

Auf der Basis der o.g. Regressionsgleichungen wurde der Q_{10} der WP berechnet (vgl. Kapitel 3.7.2). Dabei stellte sich heraus, daß die Q_{10} -Schwelle von 2,0 bei allen Versuchen mit Absenkung der UT unterschritten wurde. In zahlreichen Fällen lagen die Q_{10} -Werte im gesamten KT-Verlauf des Embryos unterhalb dieser Schwelle. Bei stärkerem UT-Abfall sank auch die KT bei $Q_{10} = 2,0$, welche als Schwellentemperatur für das Auftreten endothermer Reaktionen aufzufassen ist, bei beiden Vogelarten auf ein signifikant niedrigeres Niveau (Varianzanalyse, $p < 0,001$). Da der Abfall der Schwellentemperatur etwa der ΔUT entsprach, kann man annehmen, daß, wenn das Individuum zu endothermen Reaktionen fähig ist, die ΔUT weniger das Auftreten dieser Reaktionen, sondern deren Dauer und Stärke beeinflusst. Diese Annahme wird unterstützt, wenn man den Einfluß der Bebrütungsdauer auf den Q_{10} untersucht. Mit Ausnahme der bei $UT = 31,5\text{ °C}$ getesteten Hühnerembryonen nahm der Anteil der Tiere, deren Q_{10} -Werte im Versuchsverlauf vollständig unter 2,0 lagen, sie also im gesamten untersuchten KT-Bereich endotherm reagierten, mit zunehmender Bebrütungsdauer signifikant zu (Tabelle 3).

Die in Abb. 20 und 21 dargestellte UT-abhängige Zunahme des Anteils der Tiere beider Arten, die am letzten Bt die Q_{10} -Schwelle von 1,0 zumindest vorübergehend unterschritten, stellt eine Erweiterung der in Abb. 19 gezeigten Ergebnisse dar, da nun nicht nur der absolute Anstieg der WP einzelner Tiere im Versuchsverlauf trotz UT-Absenkung, sondern

auch der vorübergehende WP-Anstieg unter diesen Bedingungen sichtbar wurde. Letzterer trat bei der Ente schon bei starker UT-Absenkung auf 28,5 °C bei einem Tier auf und nahm in seiner Häufigkeit mit geringerer ΔUT tendenziell zu. Auch hier zeigt sich die bereits besprochene stärkere Reaktion der Entenembryonen auf UT-Absenkung.

Dieses unerwartete Ergebnis sagt aus, daß bei beiden Vogelarten im untersuchten Bebrütungszeitraum endotherme Reaktionen auftraten. WHITTOW und TAZAWA (1991) beschrieben in ihrem Modell für den Übergang von der Poikilothermie zur Homoiothermie bei Vögeln vor der „oxygen-conductance-limited stage“ (Plateauphase) eine „Arrhenius-limited stage“, während der die Stoffwechselrate des Embryos (WP) direkt von seiner KT abhängt und der Q_{10} etwa bei 2 liegt. Zwischen diese Phasen sollte, zumindest für Moschusente und Haushuhn, eine Phase eingeschoben werden, in der der Embryo vorübergehend und in begrenztem Umfang als Antwort auf eine Abkühlung Wärme zu bilden vermag. Entsprechend dem Modell von WHITTOW und TAZAWA (1991) könnte sie als „power-limited stage 1“ bezeichnet werden, bei entsprechender Bezifferung der vorletzten Phase in ihrem Modell. Daß WHITTOW und TAZAWA (1991) und andere Autoren diese frühen endothermen Reaktionen nicht erkannten, könnte seine Ursache in methodischen Unterschieden haben. In den ihrer Arbeit zugrunde liegenden Messungen verwendeten sie ein geschlossenes System nach SCHOLANDER zur Bestimmung des Sauerstoffverbrauches (SCHOLANDER, 1942). Bei der Messung vorübergehender metabolischer Reaktionen hat dieses System Nachteile gegenüber dem hier verwendeten offenen System. Der genaue Beginn dieser Phase und somit das erstmalige Auftreten endothermer Reaktionen in der Embryogenese muß durch Untersuchungen an jüngeren als in dieser Arbeit beschriebenen Embryonen ermittelt werden.

5.3 Entwicklung thermoregulatorischer Mechanismen zum Schutz vor hohen Umgebungstemperaturen im embryonalen Zeitraum

Wie bereits unter 2.2. erläutert, stehen dem Vogelembryo nur eine geringe Anzahl von Effektoren des TRS zur Reaktion auf hohe UT zur Verfügung: Das Herz-Kreislaufsystem, das Atmungssystem (ab dem Einsetzen der Lungenatmung mit dem *internal pipping*) sowie die WP.

Entsprechend der im Kapitel 5.2. bei abgesenkter UT festgestellten geringen Effektivität des TRS der Embryonen beider Vogelarten, wurde auch bei UT-Erhöhung deutlich, daß sie kaum in der Lage waren, ihre KT stabil zu halten. Auch hier stellte sich im Versuchsverlauf das *quasi-equilibrium state* ein, wobei die ΔKT in etwa der ΔUT entsprach. Ähnlich ihrem Verhalten bei sinkender UT konnten auch hier einige Embryonen beider Arten am letzten Bt ihre KT bei moderater UT-Steigerung um bis zu 1 K für kurze Zeit stabil halten. Im Gegensatz zu den Abkühlungsversuchen (bis zu 20 min) betrug diese Zeit hier maximal 10 min. HOLLAND (1998) beschrieb einen Unterschied zwischen lebenden und abgestorbenen Hühnerembryonen hinsichtlich ihres KT-Verlaufes bei UT-Erhöhung ab dem 20. Bt. Bei Moschusentenembryonen konnte er keinen Unterschied feststellen.

Während sich die KT am Ende der Einwirkung der hohen UT analog der normalen KT mit zunehmender Bebrütungszeit stetig steigerte, zeigte der altersabhängige Verlauf der relativen KT-Steigerung im Versuchsverlauf bei beiden Arten ein uneinheitliches Bild. Bei den Entenembryonen trat mit zunehmendem Alter eine signifikante lineare Abnahme der relativen KT-Steigerung auf, während bei den Hühnerembryonen nach einem deutlichen Anstieg vom 12. zum 14. Bt, der im Zusammenhang mit der WP diskutiert wird, kein signifikanter Einfluß des Alters auf die ΔKT festzustellen war (Korrelation, $p > 0,05$). Beide Arten stimmten jedoch im Maximum der ΔKT überein.

Die altersabhängige Abnahme der relativen ΔKT bei den Entenembryonen deutet im Zusammenhang mit der Abnahme der WP im gleichen Zeitraum auf eine zunehmende Beeinflussung der WP und Aktivierung von Wärmeabgabemechanismen im Rahmen des sich entwickelnden TRS hin.

Die Untersuchung der Embryonen am letzten Bt bei verschiedenen hohen UT von 38,0 bis 39,5 °C zeigte, wie schon bei den tiefen UT, einen hochsignifikanten Einfluß der UT auf

die ΔKT (Abb. 24, Abb. 25). Der durchschnittliche Höchstwert der KT lag bei den Entenembryonen mit $41,8\text{ }^{\circ}\text{C}$ um $0,4\text{ K}$ über dem der Hühnerembryonen bei $UT = 39,5\text{ }^{\circ}\text{C}$. Hierin zeigt sich auch die Grenze der Untersuchungsmöglichkeiten im hohen UT -Bereich. Vorversuche hatten eine deutliche Zunahme der Embryonensterblichkeit bei $UT > 39,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ gezeigt.

Bei etwa $\frac{3}{4}$ aller Embryonen, die einer UT -Erhöhung auf $39,0\text{ }^{\circ}\text{C}$ ausgesetzt wurden, kam es zu einer Steigerung der WP , die am Beginn des untersuchten Bebrütungszeitraumes besonders stark war (Ente, 20. Bt: auf $112,0 \pm 1,53\%$; Huhn, 14. Bt: auf $117,1 \pm 15,84\%$). Generell betrachtet, sank danach die ΔWP mit zunehmendem Alter, jedoch mit deutlichen speziesspezifischen Abweichungen. Am 30. Bt bei der Ente und am 20. und 21. Bt beim Huhn sank die WP trotz erhöhter UT . Auch NICHELMANN *et al.* (1994) fanden bei ihren Untersuchungen an Moschusentenembryonen am 21. Bt bei UT von $39,0$ und $40,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ eine niedrigere WP als bei normaler UT . Der absolute WP -Abfall trat bei den Entenembryonen zu Beginn der Plateauphase auf und könnte auf die erschöpfte Sauerstoffdiffusionskapazität von Eischale, Schalenmembran und CAM zurückzuführen sein. Der darauf folgende Anstieg der ΔWP läßt sich als Ausdruck sowohl der Reifung der wärmeproduzierenden Gewebe als auch der Lunge nach dem *internal pipping* interpretieren. Beim Huhn fällt im Gegensatz zur Ente ein Maximum der relativen WP -Zunahme bei $UT = 39,0\text{ }^{\circ}\text{C}$ innerhalb des untersuchten Bebrütungsabschnittes am 14. Bt auf. Möglicherweise handelt es sich hier um den Schnittpunkt zweier Entwicklungsprozesse, der Zunahme der Steigerungsfähigkeit der WP bei hoher UT entsprechend der van't Hoff'schen Regel und der beginnenden WP -senkenden Wirkung des TRS.

Der Verlauf der ΔWP unter dem Einfluß verschiedener hoher UT (Abb. 24, Abb. 25) bildet die Fortsetzung der Abbildung 17. Er wies bei beiden Arten ein Minimum auf (Ente bei $UT = 39,0\text{ }^{\circ}\text{C}$; Huhn bei $UT = 38,5\text{ }^{\circ}\text{C}$), welches sich bei der Ente jedoch nicht signifikant von den Nachbarwerten unterschied. PAULICK (1993) und THIELE (1994) schlossen aus ihren Untersuchungen zum Energieumsatz von Moschusentenembryonen, daß diese eine thermisch neutrale Temperatur (TNT) oberhalb der Bruttemperatur besaßen, die von THIELE (1994) zwischen einer UT von $39,0$ und $40,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ eingegrenzt wurde. Eine derartige Möglichkeit läßt sich für die hier beobachteten Minima der WP nicht ausschließen. Die

Lage der TNT, wie auch der PMR, im Gesamtverlauf der Beziehung zwischen UT und WP läßt sich aus dem Schema von NICHELMANN (1986a) entnehmen (Abb. 26).

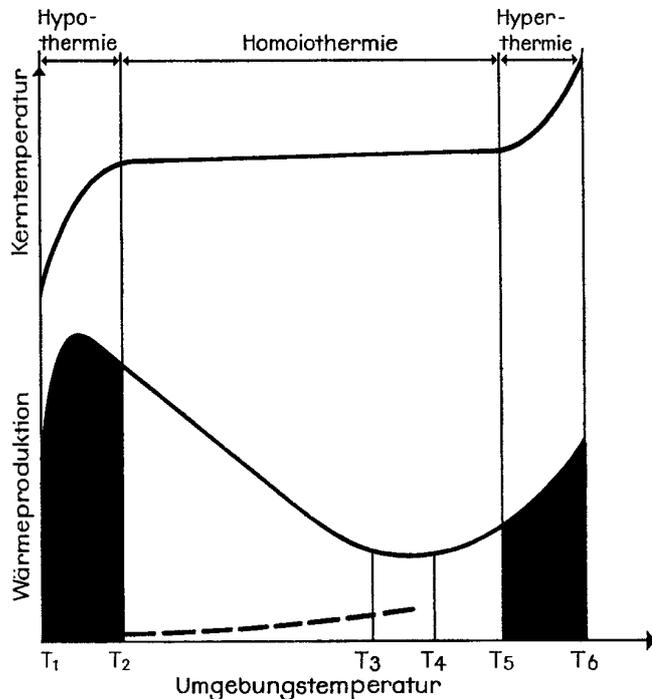


Abb. 26: Schematische Darstellung der Beziehung zwischen Umgebungstemperatur und Wärmeproduktion bei homoiothermen Tieren (untere geschlossene Linie) in Form eines Polynoms dritten Grades und poikilothermer Tiere (unterbrochene Linie) sowie der Beziehung zwischen Umgebungstemperatur und Körperkerntemperatur (obere geschlossene Linie). Zwischen der Temperatur des Kältetodes (T₁) und T₂ liegt die PMR. T₄ entspricht der thermisch neutralen Temperatur (nach NICHELMANN, 1986a).

Gemäß der van't Hoff'schen Regel hätte die WP bei einer UT-Erhöhung nicht absinken dürfen. Vielmehr wäre hier eine zusätzliche Steigerung der WP durch die Aktivierung der ihrerseits energieaufwändigen Wärmeabgabemechanismen zu erwarten gewesen. HOLLAND (1998) hatte beim Huhn ab dem 20. Bt in 94 % der Fälle eine Steigerung des peripheren Blutflusses unter hohen UT festgestellt. Nach dem *internal pipping* setzt bei beiden Arten (Ente: 28. Bt, Huhn: 19.–20. Bt) allmählich die Lungenatmung ein, ihrerseits Voraussetzung für die evaporative Wärmeabgabe über die Schleimhäute des Respirationstraktes. DAWES (1979) und HOLLAND (1998) beschrieben z.T. deutliche Erhöhungen der Atemfrequenz bei Hühner- und Entenembryonen, die sie als Hecheln interpretierten. Vor dem Durchstoßen der Eischale ist jedoch die Effektivität des Hecheln beim Vogelembryo auf Grund der Temperatur und Wasserdampfsättigung in der

Luftkammer als gering einzuschätzen, nicht aber die durch die Arbeit der Atemmuskulatur freiwerdende Wärme.

Bei der Senkung der WP entgegen der van't Hoff'schen Regel muß demzufolge bei den untersuchten Embryonen von einer aktiven Steuerung durch bisher unbekannte, vermutlich nervale Mechanismen ausgegangen werden.

Auch bei adulten Vögeln und Säugetieren wurde ein Abfall der WP unter Hitzeeinwirkung beschrieben. MARDER *et al.* (1989) fanden bei hitzeadaptierten Tauben, die sie sehr hohen UT aussetzten, einen geringeren Sauerstoffverbrauch ($0,93 \text{ ml O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ bei $50 \text{ }^\circ\text{C}$; $0,84 \text{ ml O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ bei $60 \text{ }^\circ\text{C}$) als bei gemäßigten UT ($1,13 \text{ ml O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ bei $20\text{--}25 \text{ }^\circ\text{C}$). GELINEO (1936) stellte bei seinen Untersuchungen an wärme- und kälteadaptierten Tauben einen zweiten Abfall der WP oberhalb der thermisch neutralen Temperatur bei etwa $36 \text{ }^\circ\text{C}$ fest. Dabei war die ΔWP bei den kälteadaptierten Tieren deutlich größer als bei den wärmeadaptierten. Während der Hyperthermie beim Menschen beobachteten THAUER und WEZLER (1943) einen 5 % igen Abfall der WP. GELINEO (1936), THAUER (1939) und THAUER und WEZLER (1943) verwendeten für diesen Abfall den Begriff *zweite chemische Thermoregulation*.

Jüngere Veröffentlichungen gehen über das Konzept der thermisch neutralen Temperatur hinaus, indem sie eine thermisch neutrale Zone im mittleren Temperaturbereich beschreiben, in der WP und Wärmeabgabemechanismen gleichzeitig aktiviert sind (NICHELMANN, 1983, 1984; NICHELMANN und TZSCHENTKE, 1995). Bei verschiedenen Vogelarten, wie Huhn (VAN KAMPEN, 1984; FREEMAN, 1984; NICHELMANN *et al.*, 1985), Pute (NICHELMANN, 1984), Taube (GRAF, 1980) sowie beim Säugetier Ziege (JESSEN, 1977) wurde eine Überlappung der Schwellentemperaturen für die Aktivierung der WP und der Wärmeabgabemechanismen nachgewiesen. Andere Autoren stellten fest, daß bei Kaninchen (TZSCHENTKE *et al.*, 1990) und verschiedenen Vogelarten (TZSCHENTKE *et al.*, 1991) die niedrigste WP bei leichter Hyperthermie auftrat. Schweine (NICHELMANN und LYHS, 1968), Ratten (EPSTEIN und MILESTONE, 1968), Hunde (CABANAC *et al.*, 1970) und verschiedene Vogelarten (NICHELMANN, 1993; TZSCHENTKE *et al.*, 1991) bevorzugten unter Ruhebedingungen eine UT nahe der thermisch neutralen Temperatur und hatten dabei eine leicht erhöhte Körperkerntemperatur.

Sowohl SHIBATA (1997) als auch SHIBATA *et al.* (1995, 1999) und HASHIMOTO *et al.* (1999) zeigten, daß bei Ratten in der *Formatio reticularis* im Mittelhirn ein Zentrum

existiert, das die metabolische WP tonisch unterdrückt. Möglicherweise bewirkt dieses Zentrum auch den Abfall der WP während geringgradiger Hyperthermie beim Menschen, den angeführten Säugetier- und Vogelarten einschließlich der untersuchten Vogelembryonen.

Der Verlauf der Absolutwerte der WP nach dreistündiger Hitzeeinwirkung zeigte dagegen große Übereinstimmung mit dem bei normaler UT.

5.4 Bedeutung thermoregulatorischer Mechanismen im embryonalen Zeitraum

Die dieser Arbeit zugrunde liegenden Untersuchungen der KT und WP von Embryonen zweier praecocialer Vogelarten unter dem Einfluß von Hitze und Kälte haben gezeigt, daß die Embryonen beider Arten generell nicht in der Lage waren, ihre KT wirksam zu regeln. Nur einigen Tieren gelang es am letzten Bt, die Änderung ihrer KT in Richtung der UT-Änderung kurzzeitig zu verzögern.

Es wurden aber thermosensitive Neurone im Hypothalamus von Embryonen praecocialer Vogelarten beschrieben (NICHELMANN und TZSCHENTKE, 1997; BASTA, 1998) und im Rahmen der vorliegenden Arbeit gezeigt, daß die Embryonen beider untersuchter Arten auf eine KT-Änderung mit einer Änderung ihrer WP reagieren konnten. Die Aktivierung des thermoregulatorischen Stellgliedes WP erfolgte in fast allen Fällen in adäquater Richtung. Bei anderen Effektoren traten zunächst ungerichtete inadäquate Antworten auf Temperaturreize auf, die sich im späteren Verlauf der Embryonalentwicklung in adäquate Reaktionen änderten. So beschrieb HOLLAND (1998) eine uneinheitliche Änderung des peripheren Blutflusses in der CAM mit großen individuellen Unterschieden beim Haushuhn ab dem 15. und bei der Moschusente ab dem 26. Bt. bei einem UT-Abfall um 3 K. Ab Bt 20 bzw. 31 sank der periphere Blutfluss bei beiden Arten einheitlich.

Andere physiologische Prozesse, die am TRS des Vogels beteiligt sind, werden ebenfalls in der embryonalen Phase eingeschaltet, bevor ihre Funktion zur Sicherung des Überlebens notwendig ist. So treten beim Hühnerembryo die ersten Kontraktionen von Herzmuskelzellen im Stadium von 9–10 Somiten auf, während die Blutzirkulation erst im Stadium von 16–17 Somiten (ca. 40 h Bebrütungszeit) beginnt (PATTEN und KRAMER, 1933). Bereits vor dem *internal pipping* treten beim Hühnerembryo erste Atembewegungen ohne Ventilation der Lunge auf (MURZENOK *et al.*, 1996).

Die Aktivierung dieser funktionalen Systeme erfolgt im Rahmen von sich wechselseitig beeinflussenden Entwicklungsprozessen in Gehirn und peripheren Organen (NICHELMANN, 1992c). Zunächst arbeiten physiologische Regelsysteme als Steuerungssysteme ohne Rückkopplung, dann kommt es in Abhängigkeit von der Tierart prä- aber auch postnatal zum Schluß der Regelkreise, wobei die Höhe des vorhandenen, aktuell gesteuerten Wertes dann den Sollwert des Systems bestimmt. So werden die meisten physiologischen Regelsysteme im perinatalen Zeitraum durch endo- und exogene Faktoren in erheblichem Maße beeinflusst, determiniert (LANGBEIN und NICHELMANN, 1991). Ziel dieser epigenetischen Anpassungsprozesse ist die Adaptation des Organismus an die zu erwartende Umwelt. HERRMANN und NICHELMANN (1991) stellten beispielsweise fest, daß Moschusentenembryonen, die sie die letzten 8 Bt bei nur 34,5 °C erbrütet hatten, postnatal in den ersten 10 Lebenstagen kälteresistenter waren, bei UT-Abfall eine deutlich höhere WP hatten und in Ruhe tiefere UT präferierten als die normalerbrüteten Kontrolltiere. NICHELMANN *et al.* (1999) nehmen an, daß die pränatale Aktivierung einiger funktionaler Systeme einen Trainingseffekt auf ihre postnatale Leistung haben könnte.

Im Rahmen dieser Arbeit konnte gezeigt werden, daß sich der Übergang von der Poikilo- zur Homoiothermie bei praecocialen Vögeln in einem allmählichen Prozeß vollzieht. Die Entwicklung der Endothermie als der wesentlichen Voraussetzung der Homoiothermie verläuft bei praecocialen Vögeln nach bisherigem Wissensstand im perinatalen Zeitraum mit deutlichen Sprüngen im Bereich des *internal*- und besonders des *external pippings* (BURTON und TULLETT, 1985). Die Ergebnisse dieser Arbeit zeigen, daß endotherme Reaktionen bei *Cairina moschata f. domestica* und *Gallus gallus f. domestica* bereits zu Beginn des letzten Drittels der Bebrütungszeit auftreten.