

5 Diskussion

5.1 Einfluss niedriger Bebrütungstemperatur auf die Brutdauer bei Vogelembryonen

Die Brutdauer war bei den kalt erbrüteten Vogelembryonen im Vergleich zu den normal erbrüteten Embryonen verlängert. Die kalt erbrüteten Enten schlüpften am 37. BT statt am 35. BT, die kalt erbrüteten Hühner am 24. BT statt am 22. BT. PIROW (1995) stellte bei seinen Untersuchungen an kalt erbrüteten Moschusentenembryonen ebenfalls eine Verlängerung der Brutdauer, im Mittel auf 36,5 Tage, fest. Bei hoher T_{Brut} ($39,0^{\circ}\text{C}$) trat dagegen eine Verkürzung der Brutdauer auf 34 Tage ein. Dieser Effekt lässt sich auf die van't Hoff'sche Regel bzw. den aus ihr abgeleiteten Q_{10} zurückführen. Sie besagt, dass sich bei einer Temperaturerhöhung um 10 K die Reaktionsgeschwindigkeit um den Faktor 2–4 steigert. Angewandt auf die Brutdauer bedeutet dies: Eine niedrigere T_{U} führt über eine Absenkung der T_{K} der Embryonen zu einer Verminderung von Stoffwechsel und Wachstum. Nach PRINZINGER (1996) setzt jeder Vogelembryo dieselbe Menge Energie (Summenstoffwechselrate) bezogen auf sein Gewicht im Brutverlauf um. Unter Anwendung des Q_{10} wäre die Brutdauer bei gleicher Embryonenmasse und gleichen sonstigen Brutbedingungen nur abhängig von der T_{K} .

Infolge der verlängerten Brutdauer kommt es zu einer Verzögerung der Phasen der Embryonalentwicklung. Diese Verzögerung verstärkt den Effekt individueller Unterschiede, wodurch eine stärkere Streuung der Werte der WP und T_{K} der kalt erbrüteten Tiere zu einem bestimmten Zeitpunkt der Entwicklung im Vergleich zu den Normalerbrüteten hervorgerufen wird.

Beim Vergleich von Angaben zur Brutdauer von Vögeln sind außerdem die von den Autoren verwendeten unterschiedlichen Zählweisen der BT zu berücksichtigen (vgl. Kapitel 3.2).

5.2 Entwicklung von Wärmeproduktion und Körpertemperatur kalt erbrüteter Vogelembryonen in der letzten Brutwoche

Die Entwicklung der WP der kalt erbrüteten Enten- und Hühnerembryonen zeigte im Wesentlichen den für praecociale Vogelarten typischen Verlauf einer exponentiellen Wachstumskurve, erschien jedoch verzögert. Dennoch entsprach ihre Entwicklung den Phasen 1-3 des Modells von WHITTOW UND TAZAWA (Seite 13) soweit der Untersuchungszeitraum die Phasen abdeckt. Nach einem nahezu linearen Anstieg der WP zu Beginn des Untersuchungszeitraumes bei Hühnerembryonen folgt die charakteristische Plateauphase mit einer weitgehenden Stagnation der WP. Der Untersuchungszeitraum beginnt bei den Entenembryonen während der Plateauphase (Tabelle 3).

Die Embryonen beider untersuchter Vogelarten zeigten im Anschluss an das Plateau einen deutlichen Anstieg der WP, bedingt durch die nach dem IP allmählich einsetzende Lungenatmung und die damit verbundene Erhöhung der Sauerstoffaufnahme. Die Entwicklung der WP verlief bei den untersuchten Vogelarten entsprechend dem von WHITTOW und TAZAWA (1991) beschriebenen Phasenmodells. Bei den Entenembryonen begannen die Untersuchungen während der Phase 2 (*Oxygen conductance limited stage*; Seite 22), welche auch als Plateauphase bezeichnet wurde, gefolgt von Phase 3 (*Power limited stage*), die bis über den Schlupftag hinaus andauert. Bei den Hühnerembryonen wurde darüber hinaus mit dem Zeitraum vor dem 19. BT die Phase 1 (*Arrhenius limited stage*) untersucht.

Die Entwicklung der T_K der Entenembryonen zeigte im Untersuchungszeitraum einen annähernd parallelen Verlauf zur WP, während sie sich bei den Hühnerembryonen annähernd linear entwickelte und einen deutlichen sekundären Anstieg nach der Plateauphase vermissen ließ. HOLLAND (1998) beschrieb für die T_K der von ihm untersuchten normal erbrüteten Enten- und Hühnerembryonen die gleichen Verläufe während der Entwicklung.

Die Steigerung der T_K im Untersuchungszeitraum betrug bei beiden Arten weniger als 10% der Steigerung der WP ebenso wie bei den Normalerbrüteten. Hierin widerspiegelt sich der geringe Einfluss der WP auf die T_K der Embryonen.

*Tabelle 3: Dauer der Plateauphase der Wärmeproduktion bei kalt erbrüteten Embryonen von Moschusente und Haushuhn im Vergleich zu normal erbrüteten Embryonen nach verschiedenen Autoren. (*Untersuchungen begannen bei 81% der Brutdauer)*

Autoren	Dauer der Plateauphase in % der Brutdauer	
	Moschusente	Haushuhn
eigene Ergebnisse	81* - 92 (kalt erbrütet)	79 - 91,5 (kalt erbrütet)
JANKE (2002)	85 - 94	90,5 -
PAULICK (1993)	74 - 89	
PRINZINGER <i>et al.</i> (1995)	73 - 91	81 - 90
THIELE (1994)	80 - 91,5	
VLECK <i>et al.</i> (1979)	ab ca. 80	

Trotz der verschiedenen Bruttemperaturen unterschied sich die Lage der Plateauphase bei den Kalterbrüteten kaum von der, die bei Normalerbrüteten beschrieben wurde. Die Unterschiede zwischen den Werten, die die verschiedenen Autoren für die Lage des Plateaus angeben, ergeben sich im Wesentlichen aus unterschiedlichen Definitionen des Begriffes *Plateau* und methodischen Unterschieden (JANKE, 2002).

Bedeutung von Langzeituntersuchungen

Die Aufzeichnung der normalen Entwicklung von Entenembryonen über die letzten 2 Tage vor dem Schlupf stellt eine Neuerung dar. Bisherig Experimente zum Sauerstoffverbrauch von Vogelembryonen erstreckten sich nur über wenige Stunden (PRINZINGER *et al.*, 1995; JANKE, 2002). Dargestellt wurden dann meist Mittelwerte vom mehreren Embryonen pro Tag und durch die Aneinanderreihung der an einzelnen Tagen gewonnenen Mittelwerte wurde die zeitliche Entwicklung gezeigt. Diese Darstellung (Abbildung 10) ist sinnvoll, wenn die Frage nach dem durchschnittlichen Entwicklungsverlauf gestellt ist. Soll aber die Entwicklung eines Embryos ununterbrochen bis zum Schlupf betrachtet werden, um wichtige Ereignisse, welche die Ontogenese der WP und T_K beeinflussen, zu untersuchen, sind Langzeituntersuchungen unumgänglich. Solche Ereignisse sind beispielsweise das EP (Abbildung 9) oder der Schlupf (Abbildung 31).

So war es beispielsweise nicht möglich, bei einer 5-stündigen Aufzeichnung der T_K und WP nahe dem Schlupfzeitpunkt eine Veränderung dieser Parameter einem dieser Ereignisse zuzuordnen. Sie könnten sowohl exogen bedingt sein, wie beispielsweise durch einer Senkung der T_U , als auch endogen aufgrund spontaner Bewegungen des Embryos im nahen Schlupfzeitraum oder durch das EP. Langzeitversuche ermöglichen somit Schwankungen und Anstiege von T_K und WP bestimmten Ereignissen zuzuordnen. In Abbildung 31 sind zwei Minima der WP zu sehen, die durch T_U -Senkungen verursacht wurden. Der Abfall der WP setzt direkt nach der T_U Veränderung ein und nach der Rückführung der T_U entwickelt sich die WP bald wieder auf einem Niveau wie vor der T_U -Senkung. Bei einer 5-stündigen Messung (Kurzzeitversuche) könnte der weitere Verlauf der WP nur vermutet werden. Im Langzeitversuch dagegen ist der Einfluss der T_U auf die WP und die weitere Entwicklung des Embryos deutlich erkennbar. Nur hier wird sichtbar, ob ein Anstieg der WP in der T_U -Senkung durch diese stimuliert und somit thermoregulatorisch ist oder entwicklungsbedingt auftritt. In Abbildung 32, beispielsweise, ist der Anstieg der WP nicht ausschließlich der T_U -Senkung zuzuordnen. Der Anstieg der WP erfolgte kurz nach der T_U -Senkung und wurde wahrscheinlich durch diese ausgelöst. Zum Zeitpunkt der Rückführung der T_U auf die Ausgangstemperatur sank die WP nicht, wie in Abbildung 31 dargestellt, sondern stieg weiter an und stagnierte danach für viele Stunden auf diesem Niveau. Hierbei handelte es sich um die Überlagerungen von mehreren Ereignissen: Die zu erwartende Absenkung der WP infolge der Temperaturabsenkung wurde von einem starken Anstieg der WP überlagert, der nicht allein auf die T_U zurückzuführen ist. Vermutlich löste der exogene Kältereiz embryonale Bewegungen aus, die aufgrund der Reife des Embryos den starken Anstieg der WP zur Folge hatten. Dazu kommt noch ein entwicklungsbedingter, am Brutende steiler Anstieg der WP (Abbildung 7, Abbildung 31).

Der Abfall der T_K , wie in Abbildung 31 nach ca. 46 h der Versuchsdauer dargestellt, macht ein methodisches Problem deutlich. Sobald der Embryo sich im extern gepippten Ei im Zusammenhang mit dem Schlupf bewegte, war ein direkter Körperkontakt von Embryo und Temperaturfühler nicht mehr garantiert. Möglicherweise lag der Temperaturfühler nahe der durch den Schnabel verursachten Perforationsstelle der Eischale wodurch die Temperatur eines Luftgemisches zwischen der Innen- und Außenluft gemessen wurde. Das würde erklären, dass die T_U und die vom Fühler gemessene T_K sich 50 h nach Beginn der Messung aneinander annäherten. Aufgrund des beschriebenen methodischen Problems

entsprach die gemessene T_K nicht der T_K des Parafeten. Folglich muss bei Aussagen über die T_K nahe dem Schlupfzeitpunkt große Vorsicht gelten.

5.3 Plastizität der Wärmeproduktion im letzten Viertel der Brutdauer unter dem Einfluss unterschiedlicher Bebrütungstemperaturen

5.3.1 Betrachtung chronischer Temperatureinflüsse

Entsprechend der van't Hoff'schen Regel wäre bei den Embryonen, die einer um 3°C niedrigeren T_U ausgesetzt sind eine deutlich niedrigere WP im Vergleich zu den bei normaler T_U untersuchten zu erwarten gewesen. Im Widerspruch dazu zeigten bei beiden Arten die kalt erbrüteten Embryonen bei der T_U , an die die Tiere adaptiert wurden ($34,5^\circ\text{C}$), im gleichen Entwicklungsabschnitt (prozentuale Brutdauer) keine signifikant unterschiedliche WP im Vergleich zu normal erbrüteten Embryonen bei normaler T_U ($37,5^\circ\text{C}$). Es ist anzunehmen, dass es aufgrund epigenetischer Anpassungsprozesse zu einer kompensatorischen Steigerung der WP der kalt erbrüteten Tiere kam. Hierfür sprechen die Ergebnisse von BARRE *et al.* (1987), die eine deutliche Steigerung der oxidativen Kapazität im Skellettmuskel von kälteakklimatisierten Entenküken im Vergleich zur Kontrollgruppe beschrieben: 33% im *Musculus gastrocnemius*, 195% im *Musculus pectoralis* und 47% in der Leber. GOGLIA *et al.*, (1993) fanden diesbezüglich eine größere Steigerung der oxidativen Kapazität der subsarkolemmalen Mitochondrien im Unterschied zu den intermyofibrillären bei den kälteadaptierten Moschusentenküken. Auch der Gehalt an Cytochromoxidase im Skellettmuskel erhöhte sich durch Kälteakklimation bei Küken der Pekingente und der Japanischen Wachtel, bei letzterer signifikant (MARJONIEMI und HOHTOLA, 2000). Darüber hinaus konnte festgestellt werden, dass Moschusentenembryonen, die während der letzten 8 BT bei nur $34,5^\circ\text{C}$ erbrütet wurden, postnatal in den ersten 10 Lebenstagen kälteresistenter waren. Sie hatten bei T_U -Abfall eine deutlich höhere WP, präferierten in Ruhe tiefere T_U als die normal erbrüteten Kontrolltiere (HERRMANN und NICHELMANN, 1991; NICHELMANN *et al.*, 1994) und wiesen in den ersten Lebenstagen einen tieferen thermoregulatorischen Sollwert auf (TZSCHENTKE und NICHELMANN, 1999). Es wird angenommen, dass die pränatale Aktivierung

funktionaler Systeme einen Trainingseffekt auf ihre postnatale Leistung haben könnte (NICHELMANN *et al.*, 1999; NICHELMANN und TZSCHENTKE, 2003).

Auf zentralnervaler Ebene scheint die epigenetische Temperaturanpassung bereits beim Vogelembryo zu beginnen (MAIER, 2003; TZSCHENTKE *et al.*, 2004).

Wurden die unterschiedlich erbrüteten Embryonen beider Arten bei einheitlichen T_U untersucht, zeigte sich auch in den dieser Arbeit zugrunde liegenden Untersuchungen eine deutliche thermische Adaptation der Tiere. So wiesen die kalt erbrüteten Hühnerembryonen bei einer T_U von 37,5°C eine, zumeist signifikant, höhere WP als die Normalerbrüteten auf. Diese Beobachtung wiederholte sich mit Signifikanz bei T_U von 34,5°C und 31,5°C.

Die kalte TBrut führt zu einer tieferen TK und kann somit die Festlegung des späteren thermoregulatorischen Sollwertes beeinflussen. Nach Simon (1986) und Blatteis (1998) ist der thermoregulatorische Sollwert eine integrative oder additive Größe als Resultierende der Aktivität unterschiedlicher Thermorezeptorpopulationen. Der Sollwert ist durch exo- und endogene Faktoren, u. a. auch durch die T_U , beeinflussbar (Hammel'sche Thermoregulationstheorie). Chronisch tiefe T_U senken und chronisch hohe T_U erhöhen den Sollwert (Tzschentke, 2001). Der Modellvorstellung der biologisch optimalen Temperatur (BOT) zufolge, stimmen bei dieser T_U (BOT) Soll- und Istwert weitgehend überein (Nichelmann und Lyhs, 1976; Nichelmann, 1983; Nichelmann und Tzschenke, 1995). Unterschiedliche TBrut beeinflussen den postnatalen Wert der BOT (Tzschentke und Nichelmann, 1999). Auch pränatal ist diese Temperaturadaptation bereits durch die höhere WP der kalt erbrüteten Embryonen sichtbar (Abbildung 16, Abbildung 17).

Bei den bei einer T_U von 34,5°C und 31,5°C verglichenen unterschiedlich erbrüteten Entenembryonen zeigten die Kalterbrüteten ebenfalls an jedem Untersuchungstag eine tendenziell höhere WP als die Normalerbrüteten, jedoch war hier der Anteil signifikanter Beobachtungen deutlich geringer als bei den Hühnerembryonen. Die Ursache dafür könnte in der höheren eimassebezogenen WP (WP pro Gramm Eimasse) der Hühnerembryonen im Vergleich zu den Entenembryonen im gleichen Entwicklungsstadium liegen. Darüber hinaus unterschied sich die WP der unterschiedlich erbrüteten Hühnerembryonen bei der gleichen T_U in den meisten Fällen deutlicher als bei den Entenembryonen.

Der stärkere Effekt des Kalterbrütens bei den Hühnerembryonen ist überraschend. Die Enten- besitzen gegenüber den Hühnerembryonen eine größere Ei- und Embryonenmasse

(STARCK, 1998), wodurch sie, absolut betrachtet, mehr Wärme speichern und auch produzieren können. Darüber hinaus gelten nach NICE (1962) Gänsevögel (*Anseriformes*) als stärker praecocial als Hühnervögel (*Galliformes*). MCNABB und OLSON (1996) nach Starck (1993) rechnen die Moschusente aufgrund ihrer Frühreife zu den Arten mit einem sehr hohen Praecocialstatus. TZSCHENTKE und NICHELMANN (1999) wiesen bei Moschusentenküken am ersten Lebenstag eine höhere lebendmassebezogene WP als bei Puten und Hühnern gleichen Alters nach. Folglich war auch zu erwarten, dass die Entenembryonen stärker als Hühnerembryonen auf exogene Temperaturreize reagieren. Warum dies aber bei den Hühnerembryonen deutlicher zutage tritt, ist derzeit nicht eindeutig zu beantworten. Eine mögliche Ursache hierfür könnte darin liegen, dass die Mehrzahl der Hühnerembryonen kurze Zeit nach Beendigung der Untersuchung am Schlupftag schlüpften, während die Enten meist etwa 10 Stunden später schlüpften. Dabei hatten die Hühnerembryonen möglicherweise einen "Vorsprung" beim Übergang zur Lungenatmung und dem Zugang zum Sauerstoff, der sich auf ihre Reifung und somit auch auf ihr Wärmeproduktionsvermögen ausgewirkt haben könnte.

Bei den Moschusentenküken liegen Untersuchungen zur Temperaturadaptation in den ersten Lebenstagen vor (TZSCHENTKE und NICHELMANN, 1999). Vergleichbare Untersuchungen bei Hühnerküken fehlen bisher. Ein Vergleich auf dieser Ebene wäre interessant.

Die T_K folgte eng dem Verlauf der T_U . Zwischen beiden Werten bestand ein signifikanter Zusammenhang (Korrelation; $p < 0,05$). Aufgrund der WP der Embryonen lag die T_K bei allen Tieren geringfügig über der T_U , entsprechend der Zunahme der WP im Untersuchungszeitraum. Ein Einfluss der WP auf die T_K im Sinne der Aufrechterhaltung der T_K in engen Grenzen wie bei den Homoiothermen war nicht nachweisbar. JANKE (2002) beschrieb bei normal erbrüteten Enten- und Hühnerembryonen, dass bei T_U Absenkungen zwischen der Differenz der T_U und der T_K eine hochsignifikante Beziehung bestand und ebenfalls kein Einfluss des Alters der Embryonen nachgewiesen werden konnte.

Aufgrund des begrenzten Energievorrates im Ei ist es eine sinnvolle Strategie der Vogelembrionen, bei T_U -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. So überlebten Hühnerembryonen einen mehr als zehnstündigen Herzstillstand bei einer T_U von 8 °C (TAZAWA und RAHN, 1986).

Im Gegensatz zum Embryo verstärkt sich die Effektivität der WP im Bezug auf die Aufrechterhaltung der T_K schon kurze Zeit nach dem Schlupf deutlich. So gelten Entenküken ab dem 1. Lebenstag in einem Temperaturbereich zwischen 25°C und 35°C als homoiotherm während Hühner- und Putenküken zu dieser Leistung erst am 2. Lebenstag in der Lage sind (TZSCHENTKE und NICHELMANN, 1999).

Die vorliegenden Untersuchungen zeigen bereits in der Embryonalphase eine hohe Plastizität des Thermoregulationssystems, die durch die T_{Brut} beeinflusst werden kann (TZSCHENTKE *et al.*, 2004). Postnatal können sich mit dem Einsetzen der Homoiothermie die entsprechend adaptierten Stellglieder des Thermoregulationssystems (z.B. erhöhte WP-Kapazität bei Kälteadaptierten) und der epigenetisch determinierte *Set Point* des Thermoregulationssystems sowohl positiv als auch negativ auswirken. Auf Seite 27 wird auf diese Problematik näher eingegangen.

5.3.2 Betrachtung akuter Temperaturänderungen

In Auswertung der dreistündigen T_U -Absenkungen sowohl während der Kurz- als auch der Langzeitversuche ergab sich zunächst beim Vergleich der Ausgangs- und Endwerte der WP bei der Moschusente weder ein signifikanter Einfluss des Brutalters noch der T_{Brut} . Die Analyse des Verlaufes der T_U -Absenkung offenbarte jedoch Einflüsse dieser Faktoren. So konnten die Embryonen den Abfall der WP zunehmend hinauszögern, je näher der Schlupfzeitpunkt kam. Neben der zunehmenden Reife des Thermoregulationssystem der Embryonen und den damit verbundenen thermoregulatorischen Fähigkeiten kam es hier zur Überlagerung des Einflusses der sinkenden T_U mit dem deutlichen exponentiellen Anstieg der basalen WP am Brutende (PRINZINGER und DIETZ, 1995; JANKE, 2002)(vgl Kap. 5.2). Die Fähigkeit der Kalterbrüteten, die WP bei T_U -Abfall länger als die Normalerbrüteten aufrechtzuerhalten, basiert offensichtlich auf einer epigenetischen Temperaturanpassung dieser Embryonen. In "Erwartung" einer kühleren postnatalen Umgebung entwickeln sie eine höhere Wärmeproduktionskapazität. Mögliche Ursachen wurden bereits unter 5.3.1 diskutiert.

Die zur Ente getroffenen Aussagen lassen sich prinzipiell auch auf das Huhn übertragen. Der Einfluss der T_{Brut} fiel jedoch bei den Hühnerembryonen weniger deutlich aus. Ein bis zwei Tage vor dem Schlupf gelang es einem größeren Prozentsatz der Normalerbrüteten Hühnerembryonen innerhalb der ersten 15 min des T_{U} -Abfalls ihre WP konstant zu halten als bei den kalt erbrüteten Hühnerembryonen. Als eine der Ursachen könnte der bereits angesprochene (vgl. Kap. 5.3.1) stärkere Präcocialcharakter (MCNABB und OLSON, 1996, nach STARCK, 1993) der Ente gesehen werden. Elektrophysiologische Untersuchungen am Hypothalamus des Haushuhnes bestätigen, dass das Thermoregulationssystem dieser Spezies im Vergleich zu dem der Moschusente deutlich später reift (TZSCHENTKE und NICHELMANN, 1999). Das Verhältnis thermosensitiver Neurone im Hypothalamus wandelt sich im Verlauf der frühen postnatalen Ontogenese von juvenilen zu Adulttyp. Dieser Wandel vollzieht sich bei der Moschusente zwischen dem 5. und 10. Lebenstag (TZSCHENTKE und BASTA, 2000), beim Haushuhn dagegen erst nach dem 20. Lebenstag (SALLAGUNDALA *et al.*, in Vorbereitung).

Aufgrund der geringen Leistungsfähigkeit des Thermoregulationssystem des Embryo im Vergleich zu dem des homoiothermen adulten Vogels, verursacht durch seinen begrenzten Energievorrat im Ei, den beschränkten Zugang zum Sauerstoff und die mangelnde Reife seiner wärmeproduzierenden Gewebe ist er noch nicht in der Lage, seine T_{K} bei einem T_{U} -Abfall in engen Grenzen konstant zu halten. Hierauf wurde am Ende von Kapitel 5.3.1 bereits näher eingegangen. Bei der Betrachtung des Einflusses akuter Änderungen der T_{U} auf Parafeten muss jedoch der in diesem Entwicklungsstadium bereits wirksame Mechanismus des aktiven Wärmetransportes berücksichtigt werden. Er bewirkte, wie bereits in den Untersuchungen von NICHELMANN und TZSCHENTKE (1999) gefunden (Seite 24), ein Konstanthalten der Körperkerntemperatur über einen gewissen Zeitraum bei sich ändernder T_{U} , während die Temperatur der Allantoisflüssigkeit der T_{U} sofort folgte. Betrachtet man den T_{K} -Verlauf während der T_{U} -Senkung in kürzeren Zeitintervallen (5, 10, 15, 30, 60, 120 und 180 min) trat stets ein sofortiger Abfall der T_{K} , auch bereits nach 5 min, auf, auch dann, wenn ein deutlicher Anstieg der WP im gleichen Zeitraum zu verzeichnen war. Es ist zu vermuten, dass während T_{U} -Schwankungen die zur Bestimmung der T_{K} gemessene Temperatur der Allantoisflüssigkeit in Falle der Parafeten nicht immer den exakten Wert der Körperkerntemperatur widerspiegelt (HOLLAND *et al.*, 1998, siehe Seite 36). Beim Erreichen des *quasiequilibrium state* (nach etwa 3 h) ist dieser Effekt jedoch aufgehoben. Eine weitere Fehlerquelle während der Messung der Temperatur der

Allantoisflüssigkeit stellt der bei Parafeten mögliche Luftaustausch zwischen dem Eiinneren und der Außenluft dar (siehe Seite 77)

5.4 Epigenetische Temperaturadaptation bei praecocialen Vögeln

Die Arbeitsgruppe Perinatale Anpassung untersucht systematisch die Entwicklung thermoregulatorisch wichtiger Funktionen:

So wurden die peripheren Mechanismen des Thermoregulationssystem wie Herzfrequenz, Durchblutung der Chorioallantoismembran, Atmung, WP und T_K bei Embryonen unter verschiedenen chronischen und akuten Temperatureinflüssen untersucht. Ein weiterer Schwerpunkt ist die Erforschung der zentralnervalen hypothalamischen neuronalen Thermosensitivität mittels extrazellulärer Ableitungen sowohl prae- als auch postnatal nach verschiedenen chronischen Temperatureinflüssen. Darüber hinaus wurde das thermoregulatorische Verhalten bei Embryonen und unterschiedlich erbrüteten Küken von praecocialen Vögeln untersucht.

Aus der Summe der Ergebnisse wurden folgende Gesetzmäßigkeiten abgeleitet (TZSCHENTKE und BASTA, 2002):

1. Während der Embryonalentwicklung werden die Funktionen der Organe aktiviert bevor sie für das Überleben des Organismus ultimat notwendig sind. Die pränatale Aktivierung von Funktionssystemen bewirkt offensichtlich ein "Training" der Funktion, was zu einer verbesserten Leistungsfähigkeit in der weiteren Entwicklung führen kann.
2. Während der frühen Ontogenese reagieren die meisten Körperfunktionen zunächst unkoordiniert oder nicht proximat adaptiv auf Umwelteinflüsse. Es scheint, dass nicht die Qualität einer physiologischen Reaktion, sondern der Fakt, dass sie auftritt, entscheidend für den Organismus ist.
3. Während der perinatalen Phase passt sich der Organismus mit Hilfe epigenetischer Mechanismen an die zu erwartende Umwelt an.

In Zusammenfassung der Ergebnisse der vorliegenden Untersuchungen lässt sich aussagen, dass die chronische Absenkung der T_{Brut} um 3 °C bei beiden untersuchten Arten bereits

pränatal zu einer generellen Erhöhung ihres Wärmeproduktionsvermögens gegenüber den normal erbrüteten Tieren führte. Dies zeigte sich während akuter Änderungen der T_U zum einen beim Einstellen des neuen *quasi-equilibrium state* der WP (Unterschied jedoch nicht signifikant), als auch hinsichtlich der WP-Änderung der Embryonen im Verlauf der T_U -Änderung.

Die Steigerung des Wärmeproduktionsvermögens erscheint vorteilhaft für das Individuum im Sinne einer optimalen Anpassung an die zu erwartende kalte postnatale Umwelt. Somit spiegelt sich hier die oben unter Punkt 3 genannte Gesetzmäßigkeit wieder. Im Rahmen dieser Untersuchung konnte nicht der Langzeitcharakter dieser Anpassung, der sie eindeutig als epigenetische Anpassung identifizieren würde, untersucht werden, jedoch sprechen mehrere Fakten für diese Annahme. So wurde die sensible Phase für die Determinierung des Thermoregulationssystem praecocialer Vögel bereits von anderen Autoren auf den späten prä- und frühen postnatalen Zeitraum eingegrenzt (LOH *et al.*, 2004; YAHAV und PLAVNIK, 1999; YAHAV, 2000). Auch die Steigerung der Wärmeproduktionskapazität als adaptive Reaktion spricht für die Annahme der epigenetischen Adaptation. Im Gegensatz zu HOLLAND (1998) und NICHELMANN und TZSCHENTKE (2003), die bei jüngeren Embryonen unkoordinierte und nichtadaptive Reaktionen mittels der Durchblutung ihrer Chorioallantoismembran auf Temperaturstimuli feststellten (vgl. Punkt 2 der oben genannten Gesetzmäßigkeiten), handelt es sich bei den kalt erbrüteten Embryonen der vorliegenden Untersuchung um eine eindeutig adaptive Anpassung. Ältere Embryonen, unmittelbar vor dem Schlupf, zeigten den o.g. Autoren zufolge, ebenfalls adaptive Reaktionen. Dies bestätigen auch die Untersuchungen von TZSCHENTKE und NICHELMANN (1999) an Küken der Moschusente. Eine Senkung der T_{Brut} (von 37,5°C auf 34,5°C im letzten Drittel der Embryonalentwicklung) führte bei den Jungtieren am 1. Lebenstag bei einer T_U von 10 °C zu einer um 56% höhere WP, ein deutliches Zeichen für eine durch Kälteadaptation induzierte erhöhte Wärmeproduktionskapazität. Ihre Kolontemperatur konnten die Tiere in einem bestimmten T_U -Bereich konstant halten ($39,5 \pm 1,1^\circ\text{C}$ bei den Kalterbrüteten im Vergleich zu $37,5 \pm 2,9^\circ\text{C}$ bei den Normalerbrüteten). Darüber hinaus lagen die Präferenztemperatur und der thermoregulatorische Sollwert bei den kalt erbrüteten Tieren tiefer als der der normal erbrüteten Tiere (TZSCHENTKE und NICHELMANN 1999). Die schon pränatal höhere WP der kalt erbrüteten Embryonen hatte keinen messbaren Einfluss auf die T_K der Embryonen im Vergleich zu den Normalerbrüteten, postnatal war jedoch ein deutlicher Einfluss der T_{Brut}

auf W_P und T_K der Entenküken, wie oben beschrieben, durch epigenetische Anpassung nachgewiesen worden (TZSCHENTKE und NICHELMANN 1999). Nach Erhöhung der T_{Brut} konnten diese Autoren den entgegengesetzten Effekt nachweisen. Die Ergebnisse sprechen für einen infolge epigenetischer Adaptation erhöhten bzw. verringerten thermoregulatorischen Sollwert (TZSCHENTKE und NICHELMANN, 1999). Bei den zentralnervalen Mechanismen des Thermoregulationssystems praecocialer Vögel wurden darüber hinaus mehrere Aspekte der Plastizität bei unterschiedlichen T_{Brut} aufgezeigt. Bereits pränatal beginnend wurde eine adaptive Reaktion beschrieben (TZSCHENTKE *et al.*, 2004). Das Verhältnis der kälte- und wärmesensitiven Neurone im Thermoregulationszentrum in der präoptischen Region des vorderen Hypothalamus ändert sich bei der Moschusente im Laufe der frühen Ontogenese. Zwischen dem 5. und 10. LT kehrt sich das Verhältnis der temperatursensitiven Neurone zu Gunsten der Wärmesensitiven um, nachdem zuvor die kältesensitiven Neurone in der Überzahl waren (TZSCHENTKE und BASTA, 2000; JANKE *et al.*, in Vorbereitung). Bei pränataler Temperaturerfahrung erfolgte diese Veränderung der neuronalen hypothalamischen Thermosensitivität früher, zwischen dem 1. und 5. Lebenstag (TZSCHENTKE *et al.*, 2004). Die Autoren erklären dies durch eine frühere Reifung des Thermoregulationssystems aufgrund seines frühen "Trainings" (TZSCHENTKE *et al.*, 2004).

Die Ergebnisse dieser Arbeit erweitern das Vogelmodell zur Erklärung epigenetischer Anpassungsprozesse durch die Demonstration einer epigenetischen Beeinflussung des Thermoregulationssystems im pränatalen Zeitraum. Die durch Modifikation der T_{Brut} hervorgerufenen epigenetischen Änderungen im Stoffwechsel der Embryonen können bis weit in den postnatalen Lebensabschnitt anhalten und sogar lebenslang erhalten bleiben wie andere Untersuchungen am Temperaturregulationssystem und weiteren physiologischen Regelsystemen zeigen (PLAGEMANN *et al.*, 1997; MIYATA *et al.*, 1998; vgl. Abschnitt 2.4.3).

Das Vogelmodell stellt Grundlagen für das gegenwärtig sehr intensiv untersuchte Gebiet epigenetischer Ursachen von Erkrankungen und Verhaltensstörungen bei Mensch und Tier bereit (vgl. Abschnitt 2.4.3).

Darüber hinaus kann in Anwendung epigenetischer Temperaturadaptationsmechanismen Hochleistungs-Nutzgeflügel an extreme Klimata angepasst werden und somit Leistung und Ertrag dieser Tiere gesteigert, Ausfälle verringert und das Wohlbefinden der Tiere verbessert werden.

Im Rahmen der vorliegenden Untersuchungen wurde erstmals der Einfluss einer chronischen Temperaturabsenkung während der Brut auf die Entwicklung der WP bei Embryonen praecocialer Vögel nachgewiesen.