

4 Ergebnisse

4.1 Entwicklung der Körpertemperatur und der Wärmeproduktion bei Enten- und Hühnerembryonen in Abhängigkeit vom Alter bei normaler Bruttemperatur

Im untersuchten Abschnitt der Embryonalentwicklung stieg die WP, bezogen auf die Eimasse, bei beiden Tierarten mit zunehmendem Alter generell an. So erhöhte sich bei Entenembryonen die WP aller untersuchten Embryonen von $0,59 \pm 0,11 \text{ W*kg}^{-1}$ am 20. Bt ($n = 18$) auf $2,73 \pm 0,45 \text{ W*kg}^{-1}$ am 34. Bt ($n = 69$) und bei Hühnerembryonen von $0,37 \pm 0,07 \text{ W*kg}^{-1}$ am 12. Bt ($n = 18$) auf $2,19 \pm 0,22 \text{ W*kg}^{-1}$ am 21. Bt ($n = 71$). Im gleichen Zeitraum und bei gleichem Versuchsumfang stieg die KT bei den Enten- von $38,1 \pm 0,14 \text{ °C}$ auf $39,9 \pm 0,45 \text{ °C}$ und bei den Hühnerembryonen von $37,7 \pm 0,12$ auf $39,2 \pm 0,32 \text{ °C}$ an (Abb. 4, Abb. 5).

Der altersabhängige Verlauf der WP ließ sich bei den Entenembryonen in drei Abschnitte unterteilen (Abb. 6). Vom 20.–29. Bt stieg die WP um etwa $0,1 \text{ W*kg}^{-1}$ je Bt an. Darauf folgte eine Phase der Stagnation der WP bis zum 32. Bt (Abfall $0,0013 \text{ W*kg}^{-1}$ je Bt), gefolgt von einem starken Anstieg von $0,5928 \text{ W*kg}^{-1}$ je Bt. Beim Hühnerembryo ließen sich die Beziehungen zwischen dem Alter der Embryonen und der WP lediglich in zwei Abschnitte unterteilen (Abb. 7). Der erste Abschnitt reichte vom 12. bis zum 19. Bt und wies einen Anstieg von $0,2782 \text{ W*kg}^{-1}$ je Bt auf und ging anschließend in die Plateauphase über, ohne daß es wie bei Entenembryonen zu einer sekundären Steigerung der WP bis zum Schlupf kam. Während der Plateauphase betrug die WP bei den Entenembryonen $1,55 \pm 0,28 \text{ W*kg}^{-1}$ (Abb. 6) und bei den Hühnerembryonen $2,16 \pm 0,19 \text{ W*kg}^{-1}$ (Abb. 7). Beide Mittelwerte unterschieden sich signifikant voneinander (t-Test, $p < 0,05$).

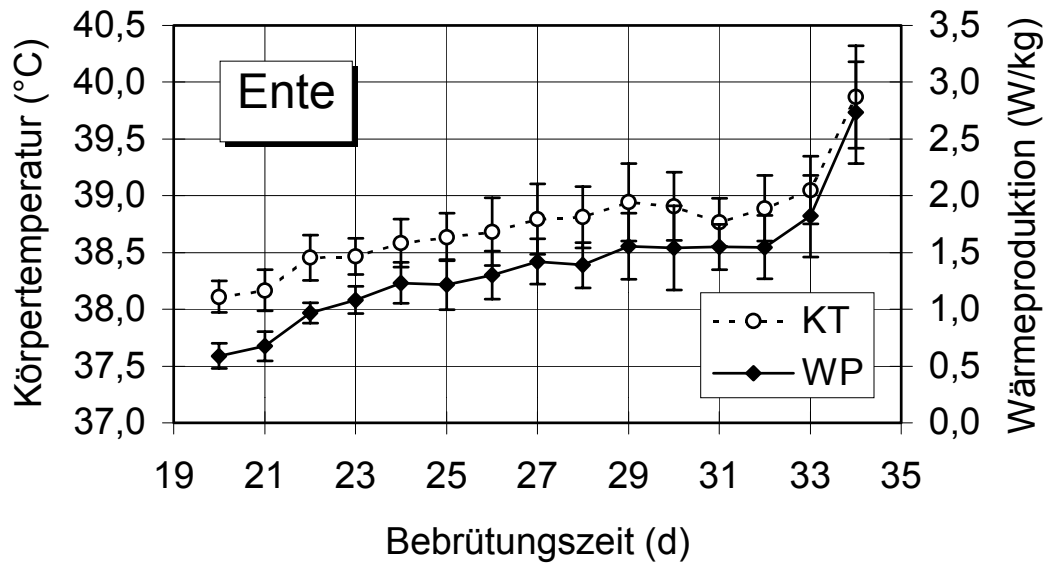


Abb. 4: Verlauf der Körpertemperatur (KT) und der Wärmeproduktion (WP) aller untersuchten Entenembryonen bei normaler Bruttemperatur (37,5°C) in Abhängigkeit von der Bebrütungszeit.

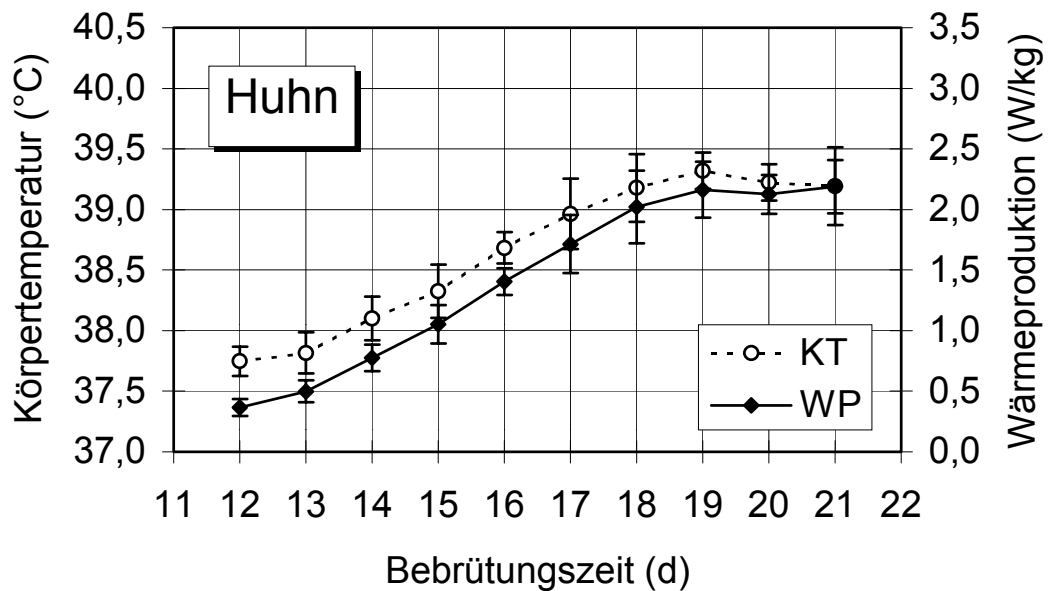


Abb. 5: Verlauf der Körpertemperatur (KT) und der Wärmeproduktion (WP) aller untersuchten Hühnerembryonen bei normaler Bruttemperatur (37,5°C) in Abhängigkeit von der Bebrütungszeit.

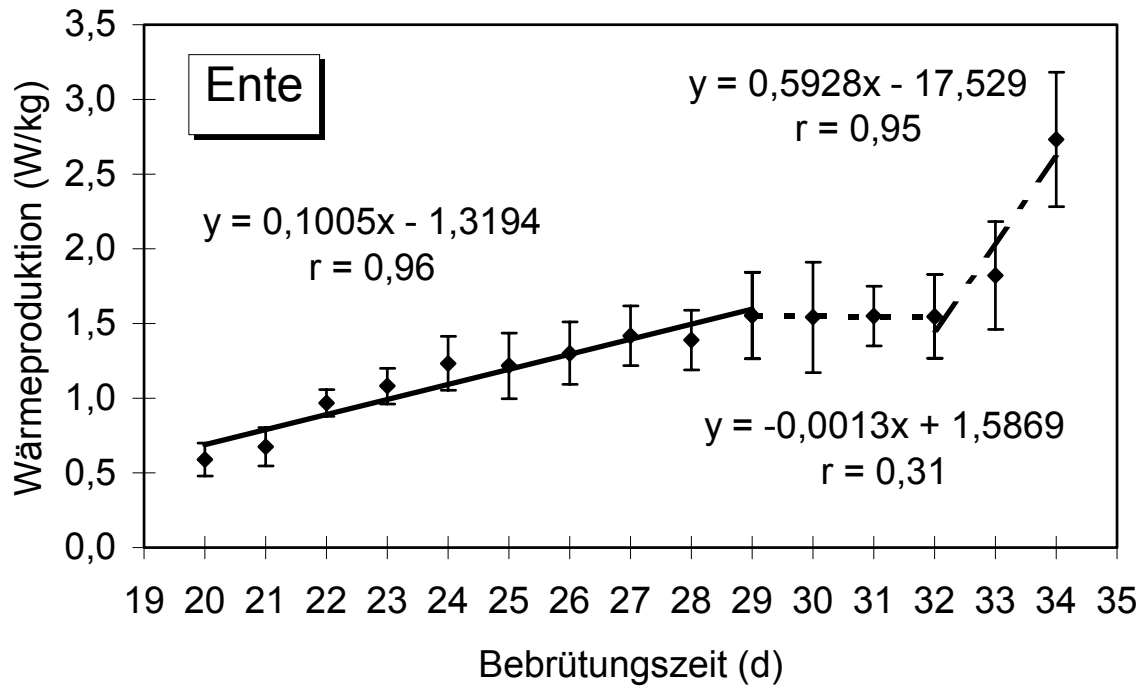


Abb. 6: Abschnittsweise Regression der Wärmeproduktion aller untersuchten Entenembryonen bei normaler Bruttemperatur (37,5°C) in Abhängigkeit von der Bebrütungszeit.

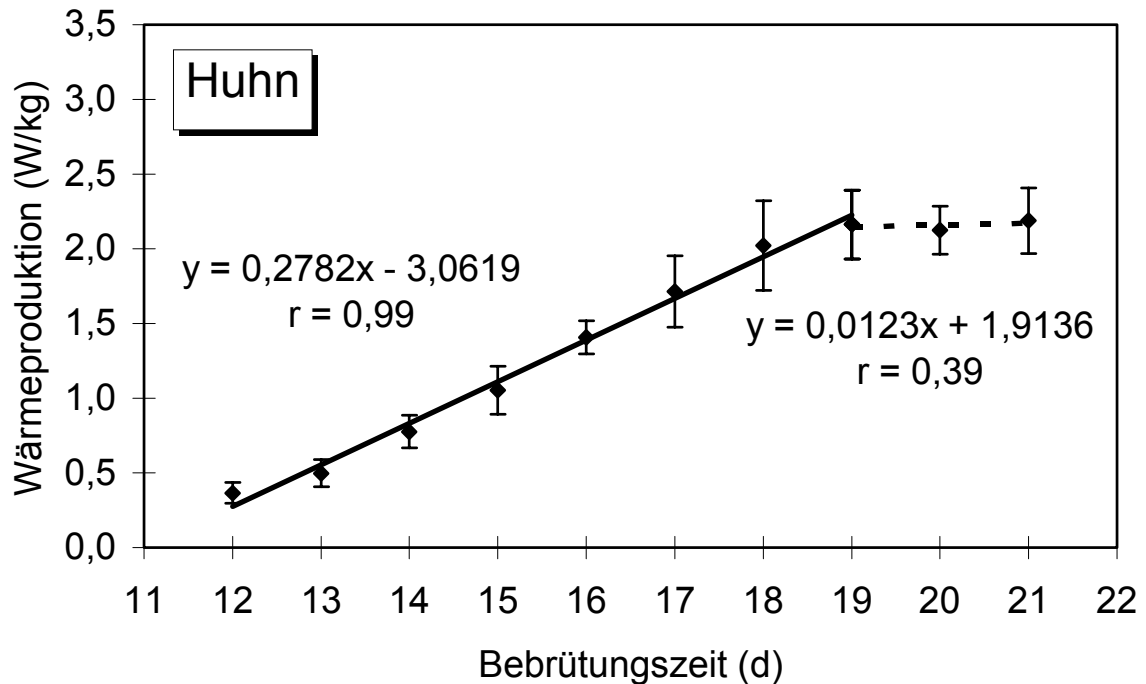


Abb. 7: Abschnittsweise Regression der Wärmeproduktion aller untersuchten Hühnerembryonen bei normaler Bruttemperatur (37,5°C) in Abhängigkeit von der Bebrütungszeit.

Beide Embryonenarten zeigten einen parallelen Anstieg von WP und KT. Bei den Entenembryonen erhöhte sich die KT von $38,11 \pm 0,14$ °C am 20. Bt (n = 18) auf $38,90 \pm 0,33$ °C am 29. Bt (n = 18). Während der Plateauphase der WP betrug die KT im Mittel $38,88 \pm 0,30$ °C (n = 70). Am 34. Bt wurde bei den Entenembryonen eine KT von $39,87 \pm 0,45$ °C (n = 69) gemessen (Abb. 4). Die Hühnerembryonen wiesen am 12. Bt eine KT von $37,75 \pm 0,12$ °C (n = 18) auf, die bis zum 19. Bt auf $39,32 \pm 0,15$ °C (n = 18) anstieg. Anschließend, während der Stagnation der Erhöhung der WP, fiel die KT der Hühnerembryonen bis zum 21. Bt auf $39,19 \pm 0,32$ °C (n = 71) leicht ab. Im Unterschied zu den Entenembryonen blieb wie bei der WP der sekundäre Anstieg der KT aus (Abb. 5). Die Beziehungen zwischen KT und WP ließen sich mit hoher Signifikanz durch lineare Regressionen beschreiben (Entenembryonen: $y = 1,1032x - 41,35$; $r = 0,95$, $p < 0,001$; Hühnerembryonen: $y = 1,0964x - 40,912$, $r = 0,95$, $p < 0,001$, Abb. 8, Abb. 9).

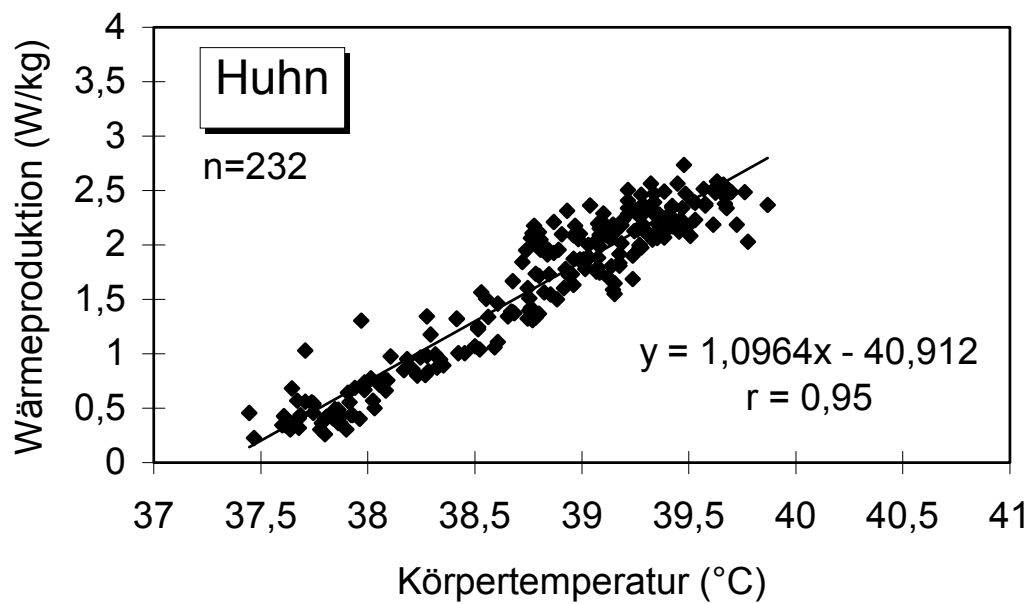
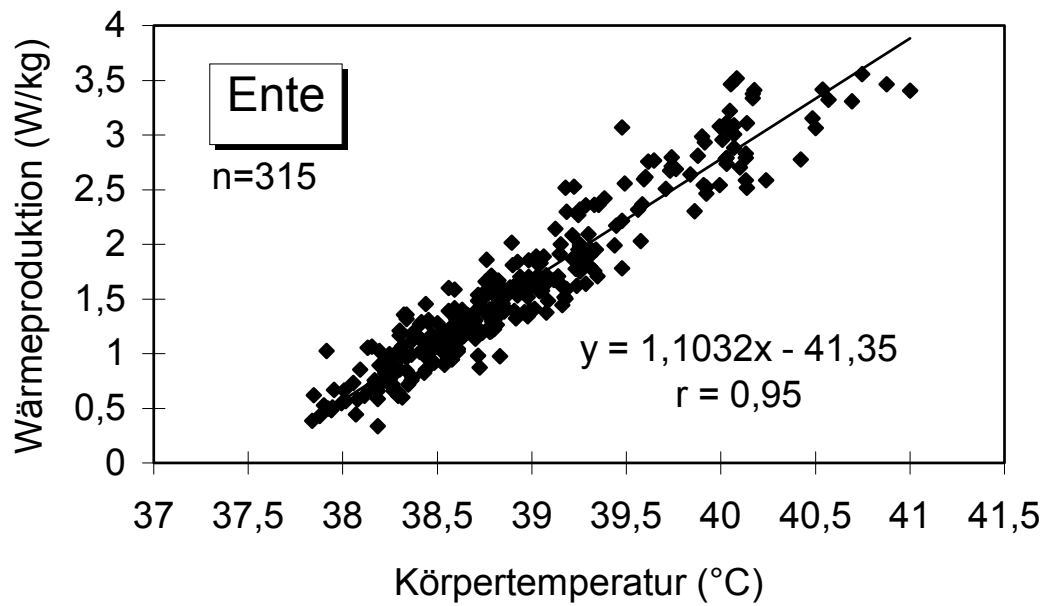


Abb. 8 (oben), Abb. 9 (unten): Wärmeproduktion aller untersuchten Enten- bzw. Hühnerembryonen bei normaler Bruttemperatur (37,5°C) in Abhängigkeit von der Körpertemperatur.

4.2 Einfluß der Änderung der Umgebungstemperatur auf die Körpertemperatur und die Wärmeproduktion von Vogelembryonen

4.2.1 Einfluß tiefer Umgebungstemperaturen

4.2.1.1 Einfluß tiefer Umgebungstemperaturen auf die Körpertemperatur

Bei den meisten untersuchten Embryonen beider Vogelarten begann die KT innerhalb von 5 min nach dem Umsetzen der Meßkammern in das kältere Wasserbad abzusinken (Abb. 10).

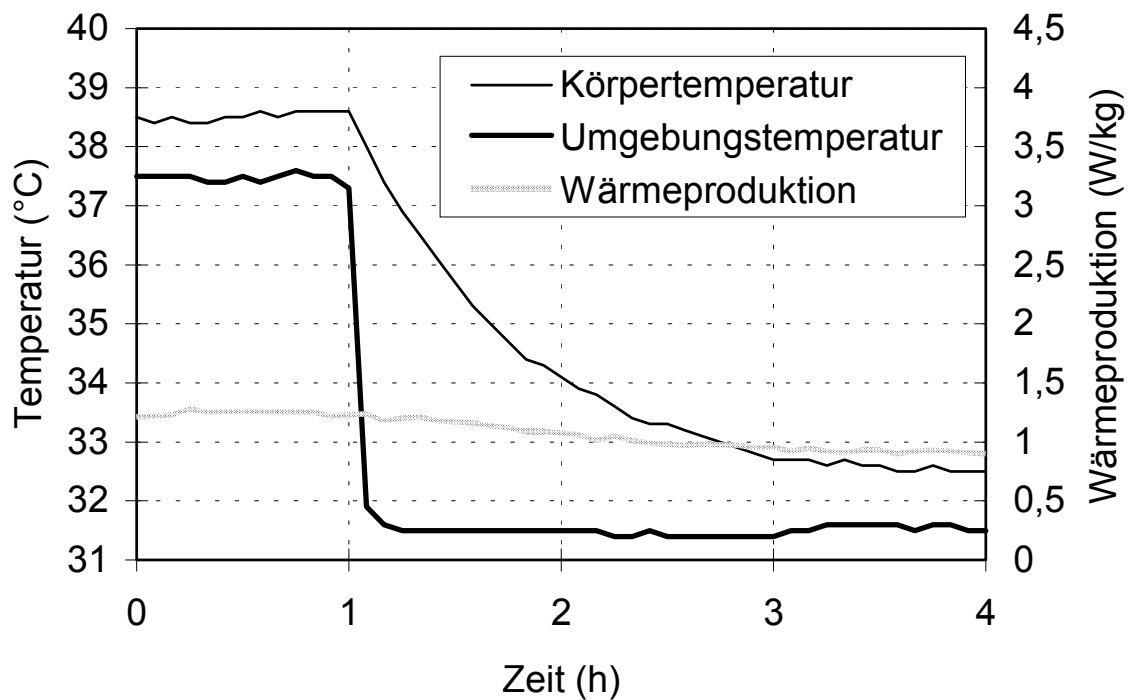


Abb. 10: Typischer Versuchsverlauf am Beispiel eines Embryos von *Gallus domesticus* am 16. Bebrütungstag. Die Umgebungstemperatur wurde nach einstündiger Aufzeichnung der Meßwerte von 37,5 auf 31,5 °C abgesenkt.

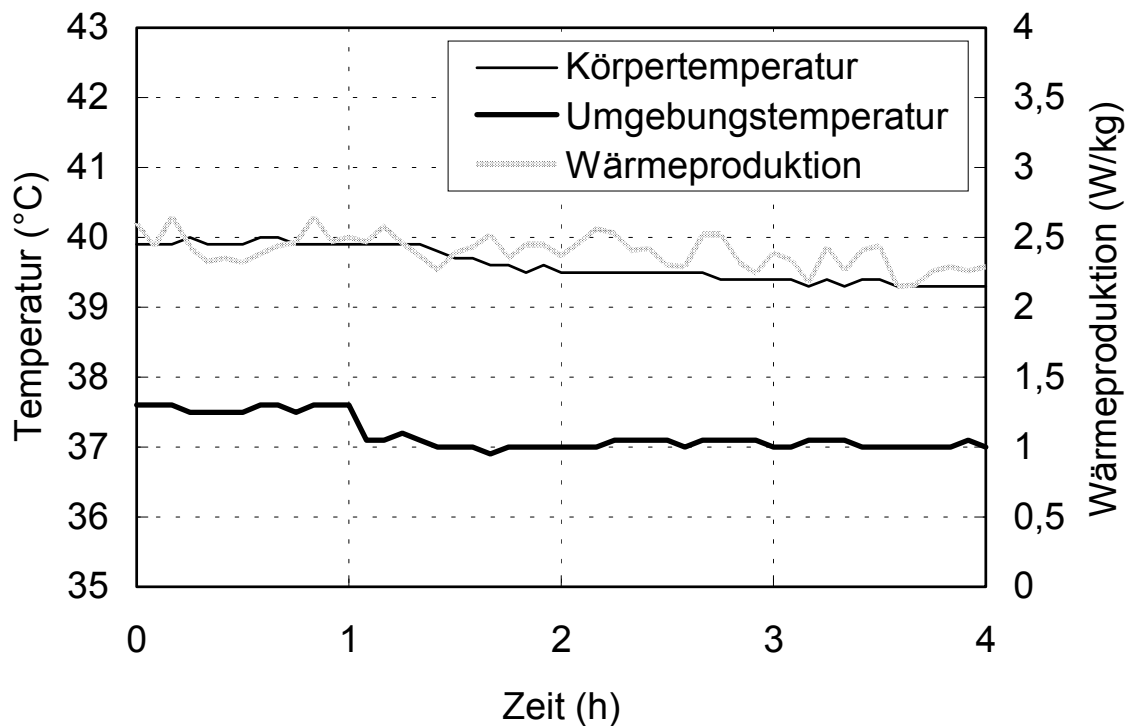


Abb. 11: *Versuchsverlauf bei einem Embryo von *Cairina moschata* am 34. Bebrütungstag. Die Umgebungstemperatur wurde nach einstündiger Aufzeichnung der Meßwerte von 37,5 auf 37,0 °C gesenkt. Die Körpertemperatur folgte dieser Absenkung erst mit 20 minütiger Verzögerung.*

Am letzten Bt konnten die Embryonen ihre KT jedoch trotz einer UT-Absenkung um 0,5–1,0 K bis zu 20 min konstant halten (Abb. 11).

Nach einem zunächst steilen Abfall der KT näherte sich diese der UT bis zu einem annähernd parallelen Verlauf (Abb. 10). Zum Ende der Untersuchung, nach spätestens 2,5 h, wurde ein Zustand erreicht, in dem sich die KT bei fast allen Embryonen nur noch um maximal 0,1 K in 30 min änderte (Tabelle 1), bei einzelnen Embryonen bis zu 0,4 K in 30 min während starkem UT-Abfall.

Tabelle 1: Änderung der Körpertemperatur von Hühner- und Entenembryonen innerhalb der ersten 30 min nach der Absenkung der Umgebungstemperatur (UT) und innerhalb der letzten 30 min des Versuchszeitraumes am letzten Bebrütungstag. Je UT und Tierart gelangten 6 Embryonen zur Auswertung (außer: Ente, UT = 35,5 °C, n = 3).

UT in °C	Hühnerembryonen, 21. Bt		Entenembryonen, 34. Bt	
	Δ KT innerhalb 30 min nach UT-Absenkung in K	Δ KT innerhalb der letzten 30 Versuchsminuten in K	Δ KT innerhalb 30 min nach UT-Absenkung in K	Δ KT innerhalb der letzten 30 Versuchsminuten in K
28,5	4,0 ± 0,10	0,2 ± 0,08	4,0 ± 0,52	0,3 ± 0,12
31,5	2,6 ± 0,15	0,2 ± 0,08	2,5 ± 0,16	0,2 ± 0,09
34,5	1,3 ± 0,12	0,1 ± 0,08	1,3 ± 0,14	0,1 ± 0,05
35,0	1,1 ± 0,08	0,0 ± 0,04	1,2 ± 0,12	0,0 ± 0,08
35,5	0,8 ± 0,05	0,1 ± 0,05	0,4 ± 0,48	0,0 ± 0,10
36,0	0,6 ± 0,04	0,0 ± 0,06	0,7 ± 0,05	0,0 ± 0,05
36,5	0,4 ± 0,05	0,0 ± 0,08	0,4 ± 0,08	0,0 ± 0,11
37,0	0,2 ± 0,13	0,0 ± 0,05	0,2 ± 0,10	0,0 ± 0,12

Beim Vergleich der prozentualen Änderung der UT und der KT der Embryonen beider Vogelarten zeigte sich eine annähernde Übereinstimmung über alle Versuchsgruppen (Abb. 12, Abb. 13). Dabei lag der Wert der KT am Ende der UT-Absenkung in Prozent seines Ausgangswertes im Mittel 0,3 % über dem prozentualen Wert der niedrigen UT im Vergleich zur normalen UT.

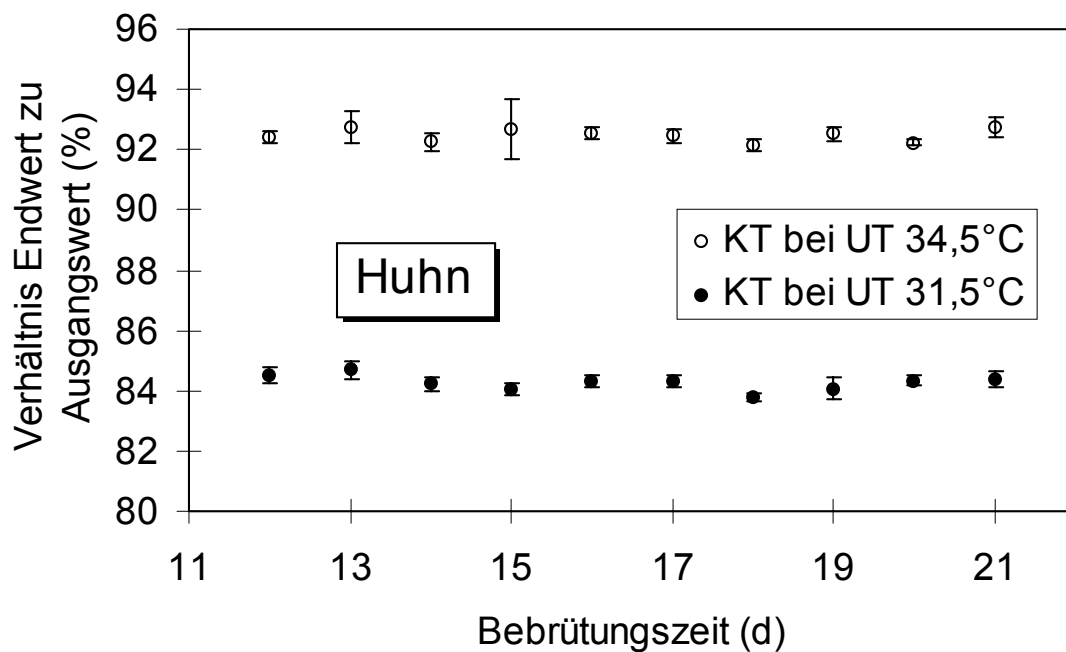
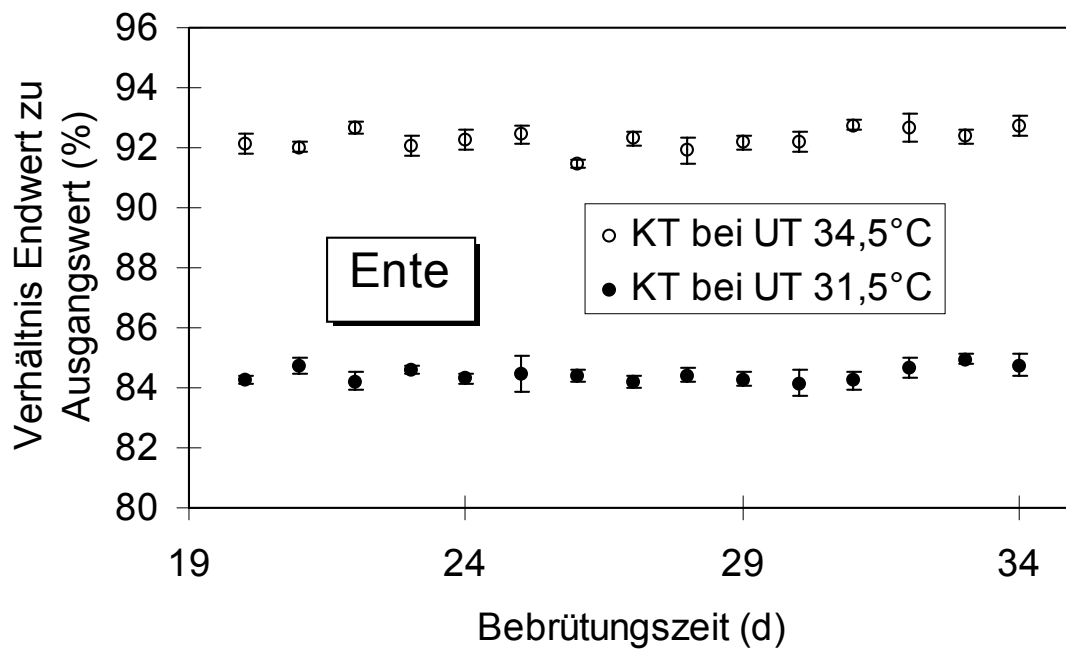


Abb. 12 (oben), Abb. 13 (unten): Werte der Körpertemperaturen (KT) der Enten- bzw. Hühnerembryonen am Versuchsende in Prozent der Werte bei normaler Umgebungstemperatur in Abhängigkeit vom Alter der Embryonen. Die Umgebungstemperatur (UT) wurde auf 31,5 bzw. 34,5°C abgesenkt. Die Datenpunkte stellen Mittelwerte aus 6 Tieren dar (außer 30. und 33. Bt bei UT = 31,5 °C je 5 Entenembryonen).

Die Absolutwerte der KT am Ende der UT-Absenkung auf 31,5 °C stiegen bei den Entenembryonen von $32,2 \pm 0,12$ °C am 20. Bt auf $33,4 \pm 0,37$ °C am 34. Bt, und bei den Hühnerembryonen von $32,0 \pm 0,09$ °C am 12. Bt auf $32,9 \pm 0,21$ °C am 21. Bt. Wurde die UT auf 34,5 °C gesenkt, fiel auch der Abfall der KT geringer aus. So betragen die Endwerte der KT bei Entenembryonen am 20. Bt $35,1 \pm 0,10$ °C und am 34. Bt $37,0 \pm 0,22$ °C, bei den Hühnerembryonen am 12. Bt $34,9 \pm 0,10$ °C und am 21. Bt $36,3 \pm 0,18$ °C.

Am letzten Bt, bei Absenkung der UT im Versuch auf Werte zwischen 28,5 und 37,0 °C, bestand zwischen der prozentualen Änderung der KT und der UT bei beiden untersuchten Tierarten eine enge Korrelation (Abb. 14). Dabei folgten die Regressionsgeraden den Gleichungen $y = 2,677x + 0,0656$ (Ente) und $y = 2,6874x - 0,3343$ (Huhn).

Die entsprechenden Korrelationskoeffizienten betragen 0,99 ($p < 0,001$), sowohl bei den Entenembryonen ($n = 45$) als auch bei den Hühnerembryonen ($n = 48$).

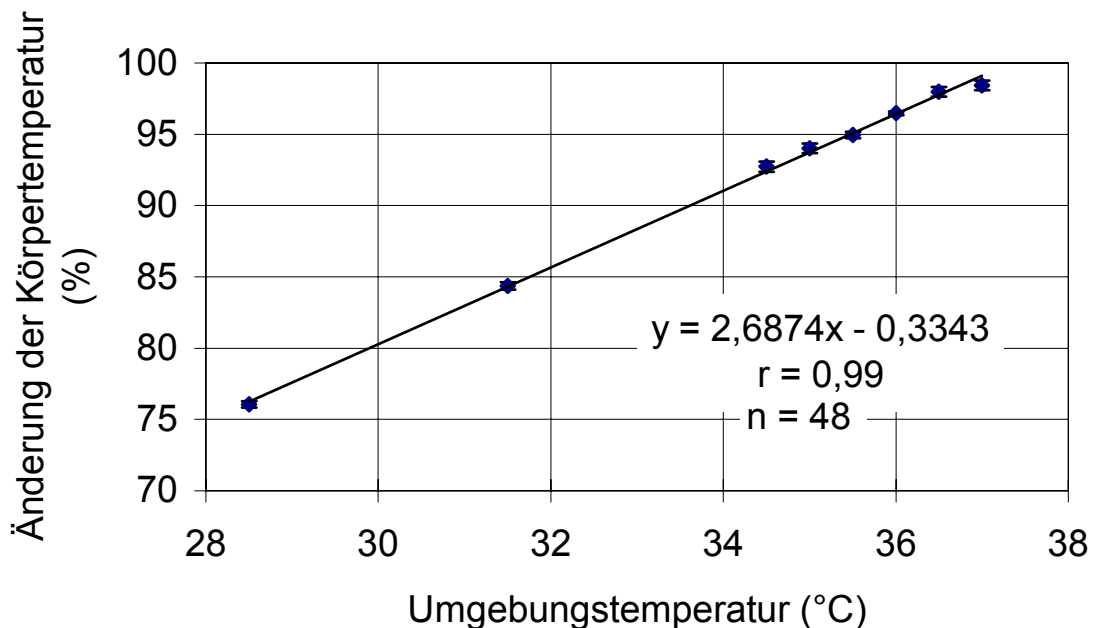


Abb. 14: Werte der Körpertemperatur der Embryonen am Versuchsende nach unterschiedlich starker Absenkung der Umgebungstemperatur in Prozent der Werte bei normaler Umgebungstemperatur am Beispiel von 21 Tage bebrüteten Hühnerembryonen. Die Datenpunkte stellen Mittelwerte aus 6 Tieren dar.

Bei den Entenembryonen erhöhte sich die KT am Versuchsende im Vergleich zur KT vor der UT-Absenkung von $76,0 \pm 0,78$ % bei $28,5$ °C UT auf $98,5 \pm 1,03$ % bei $37,0$ °C UT. Bei den Hühnerembryonen betrug die entsprechenden Werte $76,0 \pm 0,22$ % und $98,4 \pm 0,34$ %. Die absoluten Werte der KT nach dreistündiger Einwirkung der geringsten UT ($28,5$ °C) lagen bei $30,2 \pm 0,34$ °C (Entenembryonen) und $29,7 \pm 0,22$ °C (Hühnerembryonen).

4.2.1.2 Einfluß tiefer Umgebungstemperaturen auf die Wärmeproduktion

Generell kam es bei beiden untersuchten Tierarten während der Senkung der UT auch zu einem Abfall der WP. Dieser Abfall war jedoch um so geringer, je älter die Embryonen und je geringer die UT-Absenkung war. Am letzten Bt kam es bei beiden Vogelarten sogar zu einem mittleren Anstieg der WP bei geringer UT-Absenkung. Bei Verminderung der UT der Entenembryonen gegenüber der normalen Bruttemperatur ($37,5$ °C) um $1,5$ K steigerten sie ihre WP von $3,05 \pm 0,39$ W*kg⁻¹ auf $3,11 \pm 0,44$ W*kg⁻¹ ($101,8 \pm 3,04$ %). Die untersuchten Hühnerembryonen steigerten ihre WP am 21. Bt von $2,10 \pm 0,11$ W*kg⁻¹ auf $2,11 \pm 0,17$ W*kg⁻¹ ($100,2 \pm 8,12$ %), während die UT um $1,0$ K vermindert wurde. Bei beiden Tierarten bestand jedoch kein signifikanter Unterschied dieser Maxima zu den benachbarten Mittelwerten der WP in Prozent am Versuchsende. Die prozentualen WP-Werte der Entenembryonen bei UT = $35,5$ und $36,0$ °C (t-Test; $p > 0,22$) sowie bei UT = $36,0$ und $36,5$ °C (t-Test; $p > 0,37$) unterschieden sich nicht signifikant voneinander. Bei den Hühnerembryonen waren die Unterschiede zwischen den benachbarten prozentualen WP-Werte bei den entsprechenden UT ebenfalls nicht signifikant (t-Test; $p > 0,78$ bzw. $p > 0,51$).

Wurde bei den Entenembryonen die UT um 6 K verringert, sank die WP im Versuchsverlauf am 20. Bt auf $67,5 \pm 1,67$ % ($0,44 \pm 0,04$ W*kg⁻¹), am 34. Bt dagegen auf $77,8 \pm 6,52$ % ($1,84 \pm 0,47$ W*kg⁻¹). Demgegenüber bewirkte eine UT-Absenkung um 3 K einen WP-Abfall auf $83,0 \pm 5,37$ % ($0,45 \pm 0,12$ W*kg⁻¹) am 20. Bt und $89,7 \pm 1,53$ % ($2,53 \pm 0,2$ W*kg⁻¹) am 34. Bt (Abb. 15).

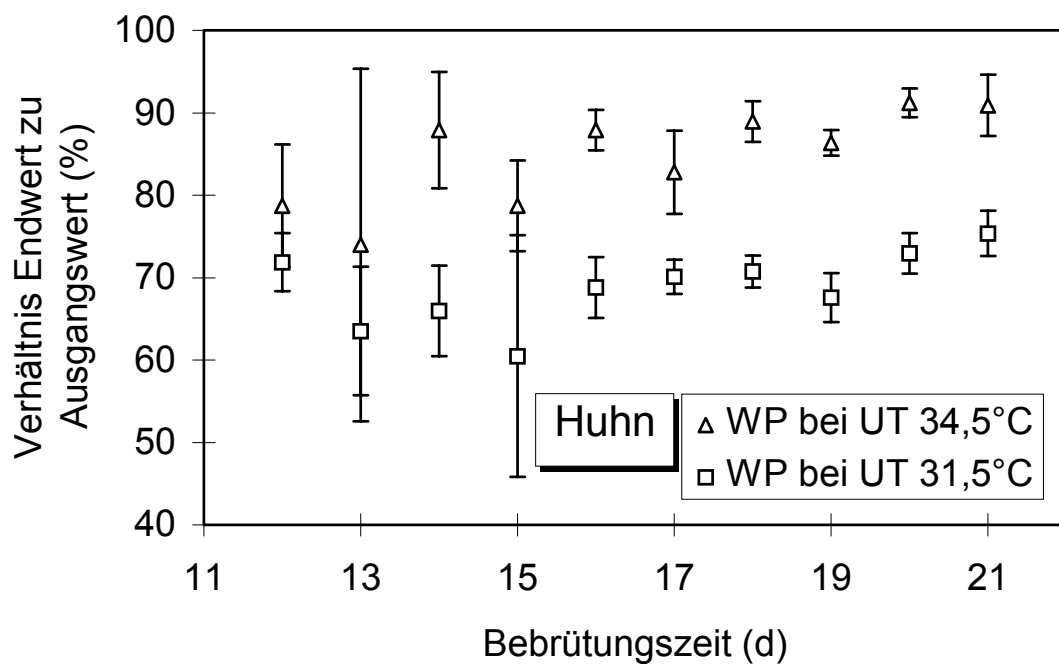
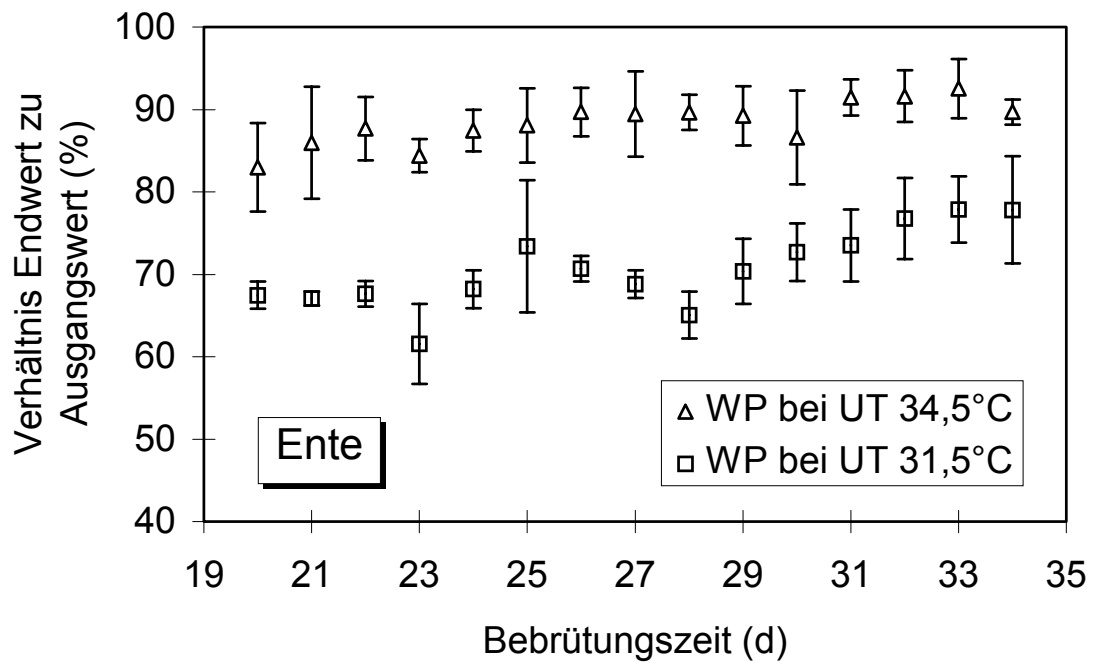


Abb. 15 (oben), Abb. 16 (unten): Werte der Wärmeproduktion (WP) der Enten- bzw. Hühnerembryonen am Versuchsende in Prozent der Werte bei normaler Umgebungstemperatur, bei Absenkung der Umgebungstemperatur (UT) auf 31,5 bzw. 34,5 °C in Abhängigkeit vom Alter der Embryonen. Die Datenpunkte stellen Mittelwerte aus 6 Tieren dar (außer 30. und 33. Bt bei UT = 31,5 °C und 23. Bt bei UT = 34,5 °C je 5 Entenembryonen).

Die Hühnerembryonen zeigten unter den gleichen Versuchsbedingungen bei der stärkeren UT-Absenkung einen WP-Abfall auf $71,9 \pm 3,55$ % ($0,31 \pm 0,03$ W*kg⁻¹) am 12. Bt und auf $75,4 \pm 2,74$ % ($1,64 \pm 0,13$ W*kg⁻¹) am 21. Bt. Bei der geringeren UT-Absenkung fiel die WP im Versuchsverlauf am 12. Bt auf $78,7 \pm 7,41$ % ($0,29 \pm 0,05$ W*kg⁻¹) und am 21. Bt auf $90,9 \pm 3,71$ % ($1,91 \pm 0,09$ W*kg⁻¹) (Abb. 16).

Mit Hilfe der einfachen Varianzanalyse konnte bei beiden Tierarten sowohl bei Absenkung der UT auf 31,5 als auch auf 34,5 °C ein signifikanter Einfluß der Bebrütungszeit auf die prozentuale Höhe der WP am Versuchsende gegenüber der WP bei normaler UT nachgewiesen werden (Ente, UT = 31,5 °C: $p < 0,001$, UT = 34,5 °C: $p < 0,01$; Huhn, UT = 31,5 °C: $p < 0,01$, UT = 34,5 °C: $p < 0,01$).

Bei der Darstellung der WP im Verhältnis zur KT ergab sich ein parabelförmiger Verlauf. Unabhängig von der Tierart ließen sich zwei Verlaufsformen unterscheiden: Bei Typ 1 kam es zu Beginn des Absinkens der KT zu einer primären Steigerung der WP mit anschließendem Abfall (Abb. 17). Typ 2 zeigte diesen Anstieg nicht, die WP begann unmittelbar mit der KT abzusinken (Abb. 18).

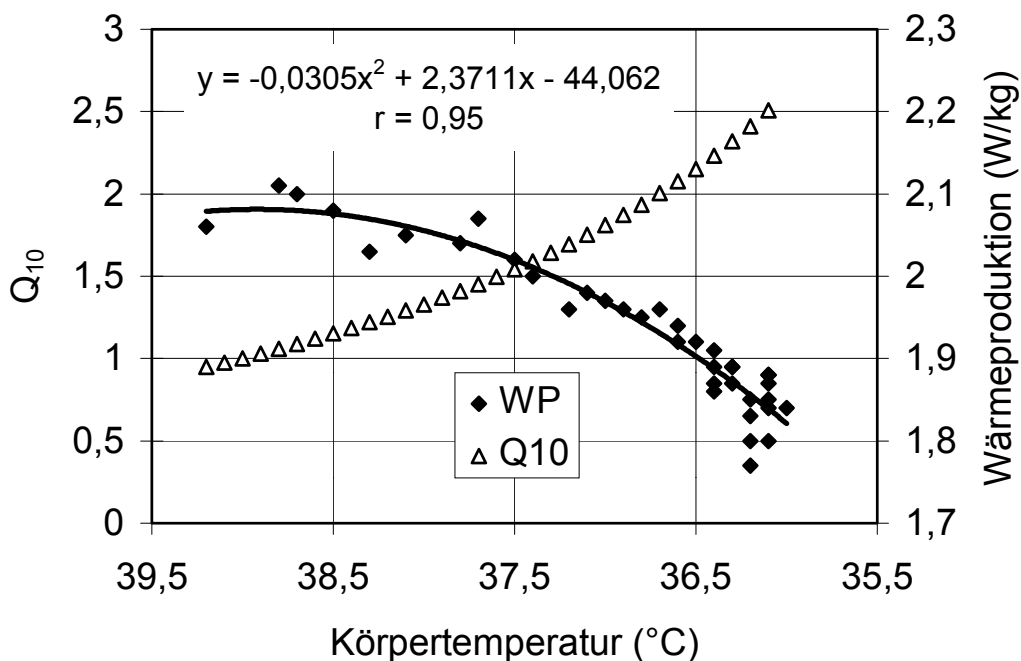


Abb. 17: Wärmeproduktion (WP) und Q_{10} der Wärmeproduktion (Q_{10}) in Abhängigkeit von der Körpertemperatur bei einem Hühnerembryo am 21. Bebrütungstag während einer Absenkung der Umgebungstemperatur auf 34,5 °C. Die Abbildung repräsentiert Typ 1 des Verlaufes der Wärmeproduktion, eine primäre Steigerung mit anschließendem Abfall.

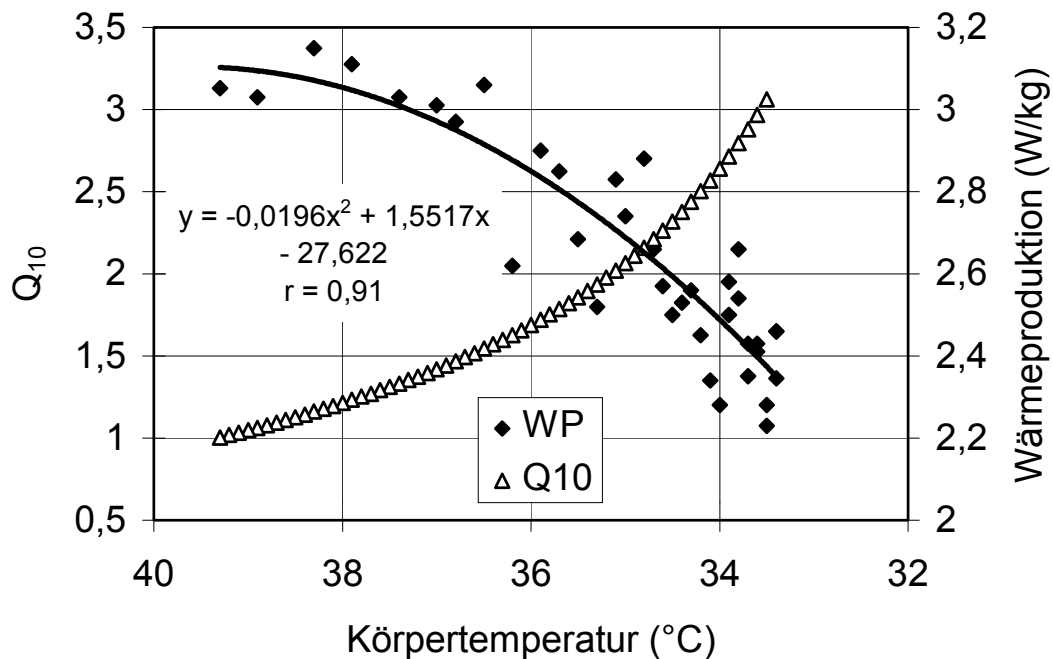


Abb. 18: Wärmeproduktion (WP) und Q_{10} der Wärmeproduktion (Q_{10}) in Abhängigkeit von der Körpertemperatur bei einem Entenembryo am 34. Bebrütungstag, dessen Umgebungstemperatur auf 31,5 °C gesenkt wurde. Die Abbildung repräsentiert den Typ 2 mit sofortigem Abfall der Wärmeproduktion.

Wie aus Tabelle 2 ersichtlich wird, bestanden deutliche Unterschiede hinsichtlich des Auftretens beider Reaktionstypen bei den untersuchten Tierarten. Beim Huhn lag der Anteil der Typ 1-Reaktionen an der Gesamtzahl deutlich niedriger (10 % bei 31,5 °C; 23,3 % bei 34,5 °C) als bei der Ente (18,2 % bei 31,5 °C; 47,2 % bei 34,5 °C). Bei beiden Arten bewirkte zudem eine stärkere UT-Absenkung ein vermindertes Auftreten der Typ 1 Reaktionen. Nur bei den Entenembryonen bestand eine signifikante Korrelation zwischen Bebrütungszeit und der relativen Häufigkeit der Typ 1-Reaktionen bei beiden ΔUT (31,5 °C: $p < 0,05$; 34,5 °C: $p < 0,01$).

Tabelle 2: Anzahl der Hühner- und Entenembryonen, die an den untersuchten Bebrütungstagen, verglichen mit ihrer Gesamtzahl, am Beginn der Absenkung der Umgebungstemperatur auf 31,5 bzw. 34,5 °C einen vorübergehenden Anstieg der Wärmeproduktion zeigten (Typ I-Reaktion).

Hühnerembryonen			Entenembryonen		
Bt	n _{Typ 1} / n _{gesamt} bei UT = 31,5 °C	n _{Typ 1} / n _{gesamt} bei UT = 34,5 °C	Bt	n _{Typ 1} / n _{gesamt} bei UT = 31,5 °C	n _{Typ 1} / n _{gesamt} bei UT = 34,5 °C
12	0/ 6	1/ 6	20	0/ 6	2/ 6
13	3/ 6	2/ 6	21	0/ 6	2/ 6
14	0/ 6	2/ 6	22	0/ 6	3/ 6
15	0/ 6	1/ 6	23	0/ 6	1/ 5
16	1/ 6	1/ 6	24	1/ 6	2/ 6
17	0/ 6	1/ 6	25	3/ 6	2/ 6
18	0/ 6	0/ 6	26	1/ 6	3/ 6
19	1/ 6	1/ 6	27	0/ 6	2/ 6
20	0/ 6	0/ 6	28	1/ 6	1/ 6
21	1/ 6	4/ 6	29	0/ 6	4/ 6
			30	0/ 5	4/ 6
			31	1/ 6	5/ 6
			32	4/ 6	3/ 6
			33	1/ 5	4/ 6
			34	4/ 6	4/ 6

Um die in 0,1 K-Schritten errechneten Q₁₀-Werte der WP der Einzeltiere (Abb. 17, Abb. 18) vergleichen und zusammenfassen zu können, wurde ihr Verlauf anhand thermoregulatorisch wichtiger Eckwerte, wie schematisch in Abb. 3 dargestellt, beschrieben. Bei allen Versuchen mit Absenkung der UT unterschritten die Q₁₀-Werte die Schwelle von 2,0. In zahlreichen Fällen lagen sie vollständig unterhalb dieser Schwelle.

Für die Q₁₀-Schwelle von 2,0 unterhalb der von endothermen Reaktionen der Embryonen ausgegangen werden muß, wurden die dazugehörigen KT in

Tabelle 3 zusammengefaßt. Aus ihr geht hervor, daß eine geringere UT-Absenkung bei beiden Embryonenarten zu einer signifikant höheren Schwellentemperatur (KT) des Q_{10} von 2,0 führte (Varianzanalyse, $p < 0,001$). Des weiteren läßt sich entnehmen, daß die Anzahl der Entenembryonen bei $UT = 31,5\text{ °C}$ und $UT = 34,5\text{ °C}$ sowie der Hühnerembryonen bei $UT = 34,5\text{ °C}$, die diese Schwelle überschritten, mit zunehmender Bebrütungsdauer abnahm (Varianzanalyse, $p < 0,05$). Bei $UT = 31,5\text{ °C}$ zeigten die Hühnerembryonen einen nicht signifikanten gegenläufigen Trend (Varianzanalyse, $p > 0,05$).

Da ein höherer Temperaturgradient zwischen UT und KT, wie aus Tabelle 1 ersichtlich, zu einer höheren Änderungsgeschwindigkeit der KT unmittelbar nach der UT-Absenkung führte, kann davon ausgegangen werden, daß auch die Änderungsgeschwindigkeit der KT einen Einfluß auf die Lage der Schwellentemperatur des Q_{10} von 2,0 hatte.

Wurden Embryonen beider Vogelarten am 34. (Ente) bzw. 21. (Huhn) Bt unterschiedlichen niedrigen UT ausgesetzt, bestand zwischen den Werten der WP am Versuchsende in Prozent der Werte bei normaler UT und der UT von $28,5\text{--}34,5\text{ °C}$ ein linearer und von $34,5\text{--}37,0\text{ °C}$ ein polynomischer Zusammenhang (Abb. 19). Die Gleichungen zur Beschreibung dieser Zusammenhänge lauteten für die Entenembryonen: $y = 5,5467x - 100,09$ ($r = 0,99$) bzw. $y = -4,234x^2 + 306,18x - 5434,5$ ($r = 0,99$) und für die Hühnerembryonen: $y = 5,5597x - 100,54$ ($r = 0,99$) bzw. $y = -2,6525x^2 + 192,27x - 3384,8$ ($r = 0,93$). Bei der niedrigsten getesteten UT ($28,5\text{ °C}$) fiel die WP der Entenembryonen auf $56,4 \pm 5,04\%$ ($1,51 \pm 0,17\text{ W*kg}^{-1}$) und bei den Hühnerembryonen auf $57,5 \pm 4,40\%$ ($1,18 \pm 0,10\text{ W*kg}^{-1}$) ab. Bei geringeren UT-Absenkungen verringerte sich der WP-Abfall, bis bei $36,0$ (Entenembryonen) bzw. $36,5\text{ °C}$ (Hühnerembryonen) sogar ein Anstieg der WP zu verzeichnen war (s. oben). Noch geringere UT-Absenkungen führten wieder zu einem stärkeren WP-Abfall, so daß die WP der Entenembryonen bei Abkühlung der Umgebung um $0,5\text{ K}$ auf $97,9 \pm 3,92\%$ ($2,81 \pm 0,43\text{ W*kg}^{-1}$) und die der Hühnerembryonen auf $97,8 \pm 3,38\%$ ($2,07 \pm 0,17\text{ W*kg}^{-1}$) sank.

Tabelle 3: Anzahl der Embryonen mit einem maximalen $Q_{10} > 2$ sowie Körpertemperatur bei der Q_{10} -Schwelle von 2,0 in Beziehung zur Bebrütungszeit. Die letzte Zeile enthält in den Spalten 2, 4, 7 und 9 den prozentualen Anteil der Embryonen mit einem maximalen $Q_{10} > 2$ an der Gesamtzahl bei einer Umgebungstemperatur über alle Bebrütungstage und in den Spalten 3, 5, 8 und 10 die Spaltenmittelwerte.

Da eine Typ 1-Reaktion der Embryonen gleichbedeutend mit dem Unterschreiten der Q_{10} -Schwelle von 1,0 ist, werden diese Ergebnisse nicht gesondert dargestellt. Es wird auf die Tabelle 2 und die dazugehörigen Erläuterungen verwiesen.

Hühnerembryonen					Entenembryonen				
UT = 31,5 °C			UT = 34,5 °C		UT = 31,5 °C			UT = 34,5 °C	
Bt	n/ n _{ges}	KT bei $Q_{10} = 2$ in °C	n/ n _{ges}	KT bei $Q_{10} = 2$ in °C	Bt	n/ n _{ges}	KT bei $Q_{10} = 2$ in °C	n/ n _{ges}	KT bei $Q_{10} = 2$ in °C
12	4/ 6	34,02 ± 0,36	6/ 6	36,27 ± 0,35	20	6/ 6	35,08 ± 0,50	5/ 6	36,46 ± 0,42
13	6/ 6	34,98 ± 0,25	4/ 6	36,82 ± 0,57	21	6/ 6	35,60 ± 0,17	4/ 6	36,97 ± 0,73
14	5/ 6	35,58 ± 0,28	6/ 6	36,43 ± 0,89	22	6/ 6	35,33 ± 0,37	5/ 6	36,46 ± 0,45
15	6/ 6	35,45 ± 0,48	6/ 6	37,27 ± 0,39	23	6/ 6	35,83 ± 0,40	5/ 6	36,62 ± 0,39
16	6/ 6	34,93 ± 0,67	6/ 6	36,83 ± 0,24	24	6/ 6	35,20 ± 0,27	4/ 6	36,35 ± 0,19
17	6/ 6	35,03 ± 0,65	6/ 6	37,20 ± 0,79	25	6/ 6	35,03 ± 0,69	3/ 6	36,37 ± 0,32
18	6/ 6	34,95 ± 0,54	1/ 6	36,70 -	26	6/ 6	34,90 ± 0,29	4/ 6	36,35 ± 0,26
19	6/ 6	35,48 ± 0,44	3/ 6	37,40 ± 0,26	27	6/ 6	35,07 ± 0,34	3/ 6	36,27 ± 0,32
20	6/ 6	34,87 ± 0,59	0/ 6	-	28	6/ 6	35,67 ± 0,32	2/ 6	36,10 ± 0,42
21	6/ 6	34,43 ± 0,48	2/ 6	37,15 ± 0,49	29	6/ 6	34,92 ± 0,44	3/ 6	36,83 ± 0,11
					30	5/ 5	34,56 ± 0,76	5/ 6	36,66 ± 0,30
					31	6/ 6	34,32 ± 0,68	3/ 6	36,43 ± 0,40
					32	5/ 6	34,24 ± 0,61	1/ 6	36,40 -
					33	5/ 5	34,84 ± 0,65	2/ 6	36,60 ± 0,28
					34	5/ 6	35,40 ± 0,28	4/ 6	37,70 ± 0,48
	5 %	35,06 ± 0,61	33,3 %	36,50 ± 0,85		2,27 %	35,00 ± 0,63	41,1 %	36,80 ± 0,92

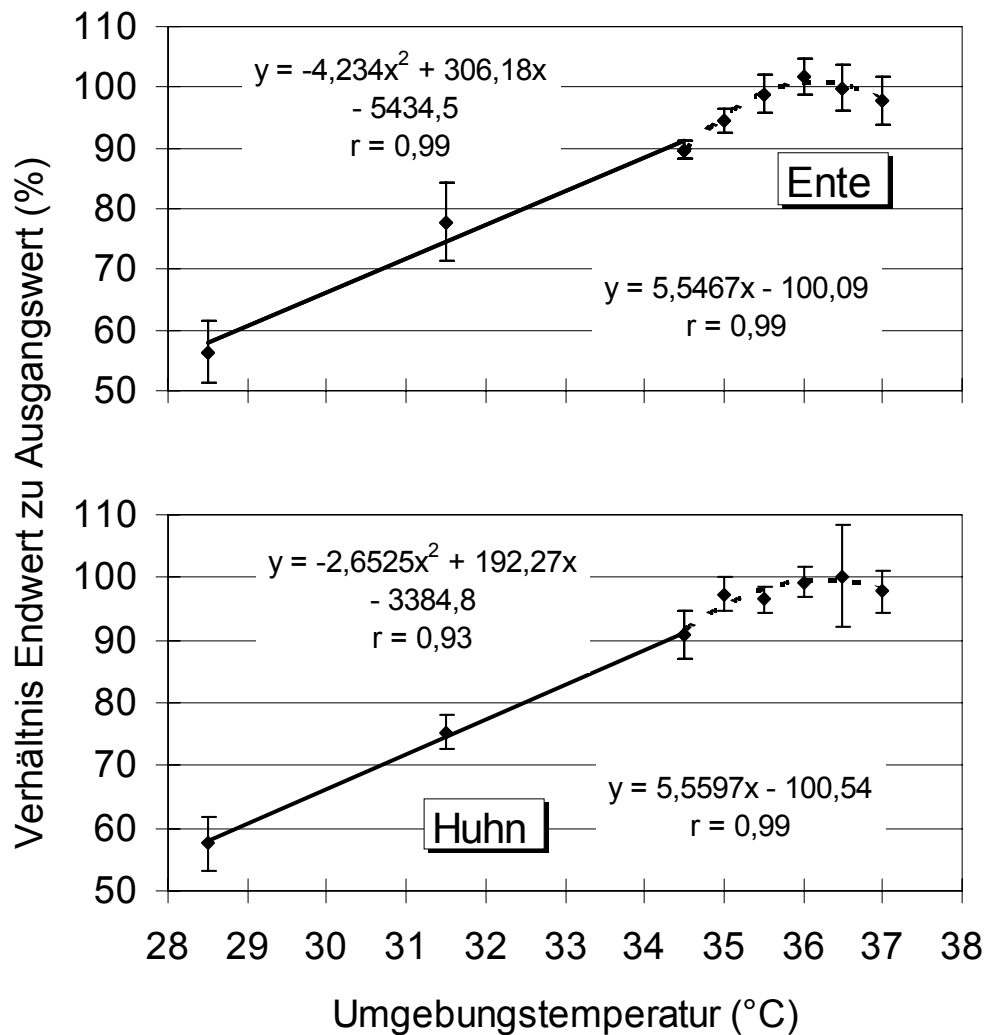


Abb. 19: Prozentuale Änderung der Wärmeproduktion von Enten- und Hühnerembryonen bei Absenkung der Umgebungstemperatur auf 28,5–37,0 °C am 34. bzw. 21. Bt. Die Datenpunkte stellen Mittelwerte aus 6 Tieren dar (außer: Ente, UT = 35,5 °C, n = 3).

Bei beiden Tierarten zeigte sich, daß der Anteil der Embryonen, die sowohl die Q_{10} -Schwelle von 2,0 als auch den Wert von 1,0 unterschritten, mit Verringerung der UT-Absenkung linear zunahm (Abb. 20, Abb. 21). Dabei war die Überschreitungswahrscheinlichkeit (p) für die Signifikanz des Korrelationskoeffizienten bei den Entenembryonen $< 0,05$ und bei den Hühnerembryonen $< 0,001$.

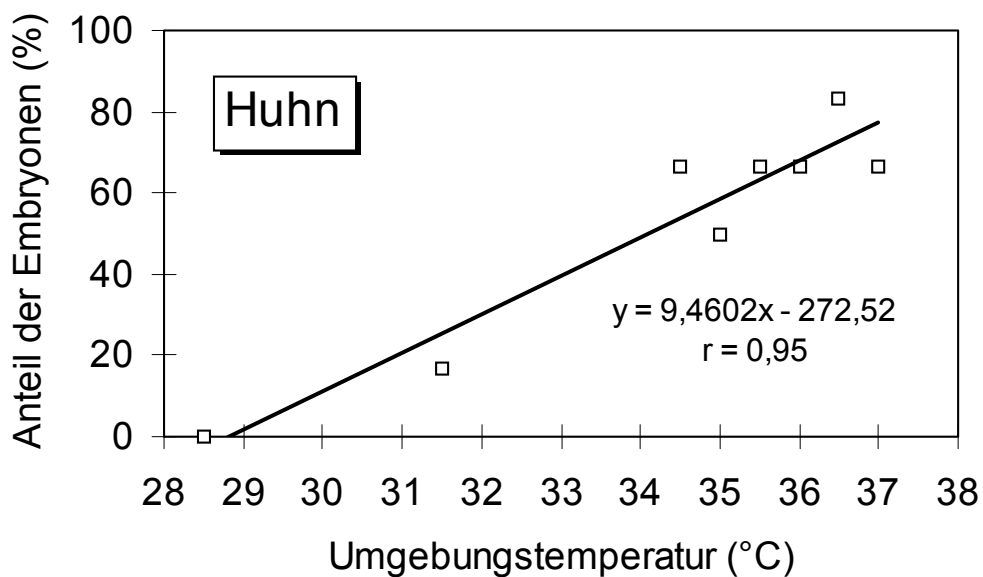
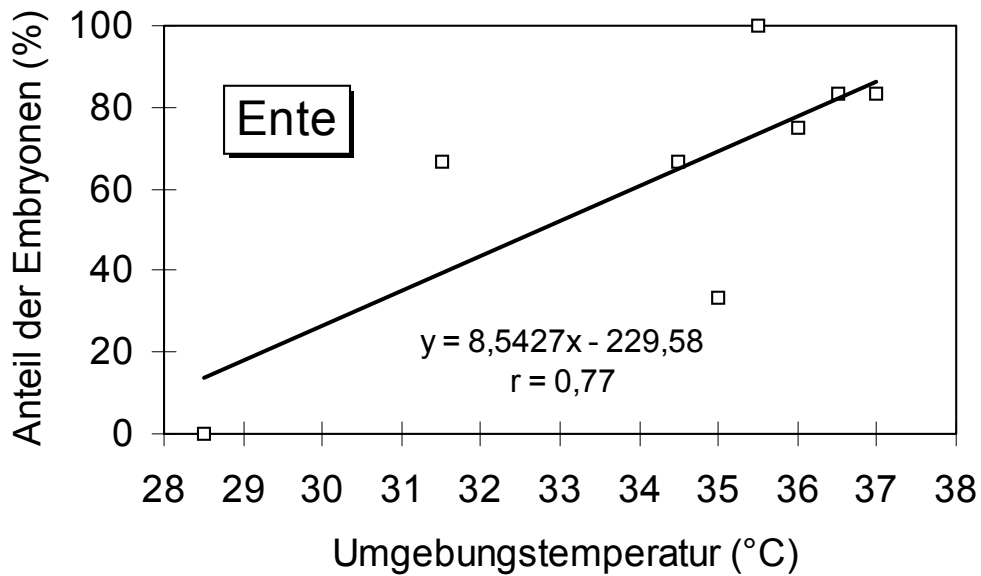


Abb. 20 (oben), Abb. 21 (unten): Anteil der Entenembryonen des 34. Bebrütungstages bzw. der Hühnerembryonen des 21. Bebrütungstages je Gruppe mit gleicher Absenkung der Umgebungstemperatur (UT), die im Versuchsverlauf den Q_{10} von 1,0 unterschritten. Jede Gruppe bestand aus 6 Tieren (außer bei den Entenembryonen: UT = 35,5 °C, n = 3; UT = 36,0 °C, n = 4).

4.2.2 Einfluß erhöhter Umgebungstemperaturen

4.2.2.1 Einfluß erhöhter Umgebungstemperaturen auf die Körpertemperatur

Die Embryonen beider Vogelarten zeigten an allen untersuchten Bt bei einer UT von 39,0 °C eine Erhöhung ihrer KT im Versuchsverlauf. So steigerten sie die KT im Mittel einer Altersgruppe auf 103,5 bis 104,3 % der Ausgangskörpertemperatur (Abb. 22, Abb. 23).

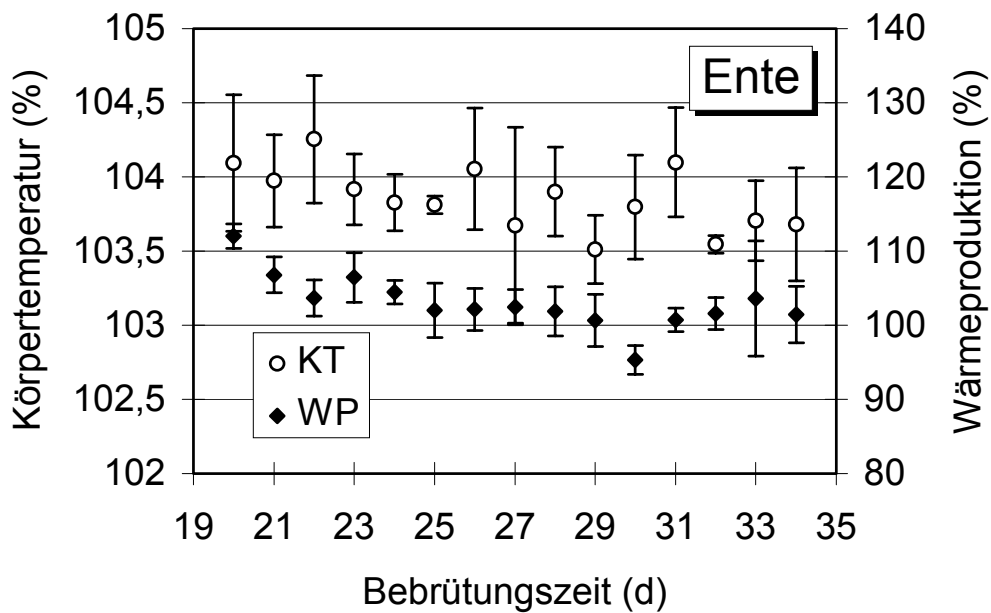


Abb. 22: Werte der Körpertemperatur (KT) und der Wärmeproduktion (WP) der Entenembryonen am Versuchsende in Prozent der Werte bei normaler Umgebungstemperatur bei Erhöhung der Umgebungstemperatur auf 39,0 °C in Abhängigkeit vom Alter der Embryonen.

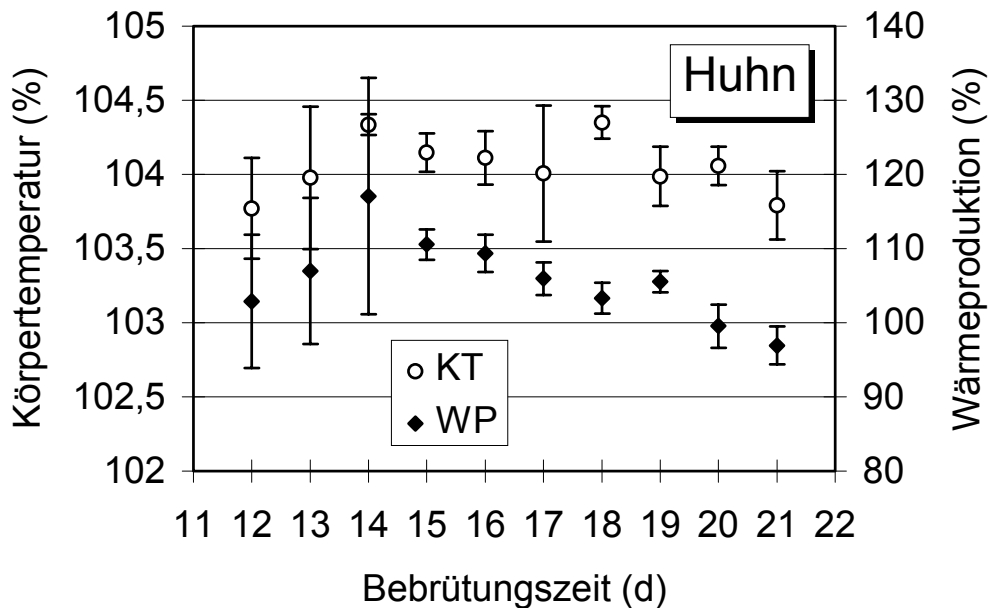


Abb. 23: Werte der Körpertemperatur (KT) und der Wärmeproduktion (WP) der Hühnerembryonen am Versuchsende in Prozent der Werte bei normaler Umgebungstemperatur bei Erhöhung der Umgebungstemperatur auf 39,0 °C in Abhängigkeit vom Alter der Embryonen.

Generell betrachtet, verringerte sich diese Steigerung bei den Entenembryonen, bezogen auf die Bebrütungsdauer, von $104,1 \pm 0,46$ % am 20. Bt auf $103,7 \pm 0,37$ % am 34. Bt, wobei zwischen beiden Größen ein signifikanter linearer Zusammenhang bestand (Korrelation; $n = 87$; $r = 0,3419$, $p < 0,01$) [Abb. 22]. Im gleichen Zeitraum stieg die KT, gemessen am Versuchsende, von $39,5 \pm 0,17$ °C auf $41,5 \pm 0,37$ °C. Bei den Hühnerembryonen erhöhte sich die KT im Versuchsverlauf am 12. Bt auf $103,8 \pm 0,34$ %. Bis zum 14. Bt erhöhte sich der Betrag dieser Zunahme auf $104,3 \pm 0,07$ %, gefolgt von geringerer Zunahme und einem zweiten Maximum von $104,3 \pm 0,11$ % am 18. Bt. Anschließend verringerte sich die prozentuale Erhöhung der KT im Versuchsverlauf auf $103,8 \pm 0,23$ % am 21. Bt (Abb. 23). Demgegenüber erhöhte sich die absolute KT dieser Embryonen am Ende der Einwirkung der erhöhten UT vom 12. bis zum 21. Bt stetig von $39,1 \pm 0,05$ °C auf $41,0 \pm 0,16$ °C.

Die bei beiden Tierarten am 34. (Ente) bzw. 21. (Huhn) Bt durchgeführten Untersuchungen bei verschiedenen erhöhten UT (38,0; 38,5; 39,0; 39,5 °C) zeigten, daß in diesem Bereich zwischen der UT und der KT-Erhöhung im Versuch ein signifikanter linearer Zusammenhang bestand (Abb. 24, Abb. 25). Die Korrelationskoeffizienten betrugen bei beiden Vogelarten 0,95 ($p < 0,001$) bei 24 getesteten Enten- und 23 Hühnerembryonen. Bei den Entenembryonen erhöhte sich die KT am Versuchsende in Prozent der Ausgangs-KT von $101,3 \pm 0,58$ % bei 38,0 °C auf $104,9 \pm 0,51$ % bei 39,5 °C. Bei den Hühnerembryonen betrugen die entsprechenden Werte $101,5 \pm 0,15$ % und $104,8 \pm 0,21$ %. Die absoluten Werte der KT nach dreistündiger Einwirkung der höchsten UT (39,5 °C) lagen bei $41,8 \pm 0,29$ °C (Entenembryonen) und $41,4 \pm 0,17$ °C (Hühnerembryonen).

4.2.2.2 Einfluß erhöhter Umgebungstemperaturen auf die Wärmeproduktion

Bei 72,2 % der Entenembryonen und 76,7 % der Hühnerembryonen kam es bei Erhöhung der UT auf 39,0 °C zu einer Steigerung der WP. Bei prozentualer Gegenüberstellung der WP-Werte vor und am Ende der UT-Erhöhung zeigte sich, daß jüngere Embryonen ihre WP im Versuchsverlauf um mehr als 10 % steigerten und diese Steigerung mit zunehmender Bebrütungsdauer geringer wurde. So betrug die WP der Entenembryonen nach dreistündigem Aufenthalt bei einer UT von 39,0 °C am 20. Bt $112,0 \pm 1,53$ % ihres Ausgangswertes bei normaler UT. Sie verringerte sich bis zum 30. Bt, an dem es zu einer mittleren WP-Absenkung auf $95,3 \pm 2,00$ % kam. An den darauffolgenden Bt steigerten die Entenembryonen ihre WP im Versuchsverlauf bis auf $103,6 \pm 7,75$ % am 33. Bt. Die Absolutwerte der WP der Entenembryonen nach dreistündiger Einwirkung der erhöhten UT (39,0 °C) stiegen von $0,65 \pm 0,07$ W*kg⁻¹ am 20. Bt auf $2,84 \pm 0,51$ W*kg⁻¹ am 34. Bt. Es fiel der deutliche Anstieg um $1,13$ W*kg⁻¹ vom 33. zum 34. Bt auf. Bei normaler UT (37,5 °C) lag dieser Anstieg mit $0,91$ W*kg⁻¹ bereits überdurchschnittlich hoch (Abb. 4).

Die Hühnerembryonen steigerten ihre WP während dreistündiger Einwirkung der erhöhten UT (39,0 °C) am 12. Bt auf $102,9 \pm 9,29$ % des Ausgangswertes bei normaler UT. Diese Zunahme erhöhte sich bis auf $117,1 \pm 15,84$ % am 14. Bt, um danach abzusinken. Ab dem 20. Bt kam es zu einem Abfall der WP unter dem Einfluß der erhöhten UT im Versuchsverlauf; am 21. Bt bis auf $96,9 \pm 2,66$ %. Die Absolutwerte der WP am

Versuchsende erhöhten sich stetig von $0,31 \pm 0,05 \text{ W*kg}^{-1}$ am 12. Bt auf $2,21 \pm 0,18 \text{ W*kg}^{-1}$ am 21. Bt.

Bei der Untersuchung von Embryonen beider Vogelarten am letzten Bt unter dem Einfluß von auf 38,0; 38,5; 39,0 und 39,5 °C erhöhter UT zeigte sich, daß sich die WP im Versuchsverlauf nicht parallel zur KT erhöhte, sondern z.T. sogar unter das Ausgangsniveau abfiel. Wurden die Entenembryonen einer UT von 38,0 °C ausgesetzt, stieg ihre WP auf $105,4 \pm 3,77 \%$ des Ausgangswertes bei normaler UT. Über $103,3 \pm 5,82 \%$ bei 38,5 °C verringerte sich dieser Anstieg bis auf $101,2 \pm 3,79 \%$ bei 39,0 °C. Bei einer weiteren UT-Erhöhung (39,5 °C) wurde die höchste Steigerung der WP ($108,2 \pm 9,47 \%$) erreicht (Abb. 24). Die Standardabweichung erhöhte sich dabei im Vergleich zu ihrem Wert bei UT = 39,0 °C auf das Zweieinhalbfache. Die einfache Varianzanalyse zeigte, daß die Unterschiede zwischen den Mittelwerten der prozentualen WP am Versuchsende nicht signifikant waren ($p > 0,28$). Bei den Hühnerembryonen war eine ähnliche, jedoch auf einem niedrigeren Niveau verlaufende WP-Änderung zu beobachten. Bei 38,0 °C steigerten sie ihre WP geringfügig auf $100,2 \pm 2,87 \%$ des Ausgangswertes bei normaler UT. Bei 38,5 °C kam es dagegen zu einem Abfall der WP im Versuchsverlauf auf $94,8 \pm 5,43 \%$ des Ausgangswertes, gefolgt von einem geringeren Abfall auf $96,9 \pm 2,66 \%$ bei 39,0 °C und einem Anstieg auf $103,5 \pm 1,78 \%$ bei einer UT von 39,5 °C (Abb. 25). Die Mittelwerte der prozentualen WP am Versuchsende unterschieden sich bei den Hühnerembryonen signifikant (Varianzanalyse, $p < 0,01$), korrelieren jedoch nicht mit der UT ($p > 0,05$).

Die Absolutwerte der WP am Ende der Einwirkung der hohen UT differierten bei den Entenembryonen kaum zwischen UT = 38,0 °C ($2,95 \pm 0,44 \text{ W*kg}^{-1}$) und UT = 39,5 °C ($2,94 \pm 0,43 \text{ W*kg}^{-1}$). Die dazwischen liegenden Werte waren ähnlich denen der prozentualen Änderung der WP niedriger. Ebenso verhielten sich die Hühnerembryonen. Ihre absolute WP am Versuchsende betrug bei UT = 38,0 °C $2,36 \pm 0,13 \text{ W*kg}^{-1}$ und bei UT = 39,5 °C $2,50 \pm 0,07 \text{ W*kg}^{-1}$. Die Werte bei 38,5 und 39,0 °C lagen wiederum unter denen bei 38,0 °C.

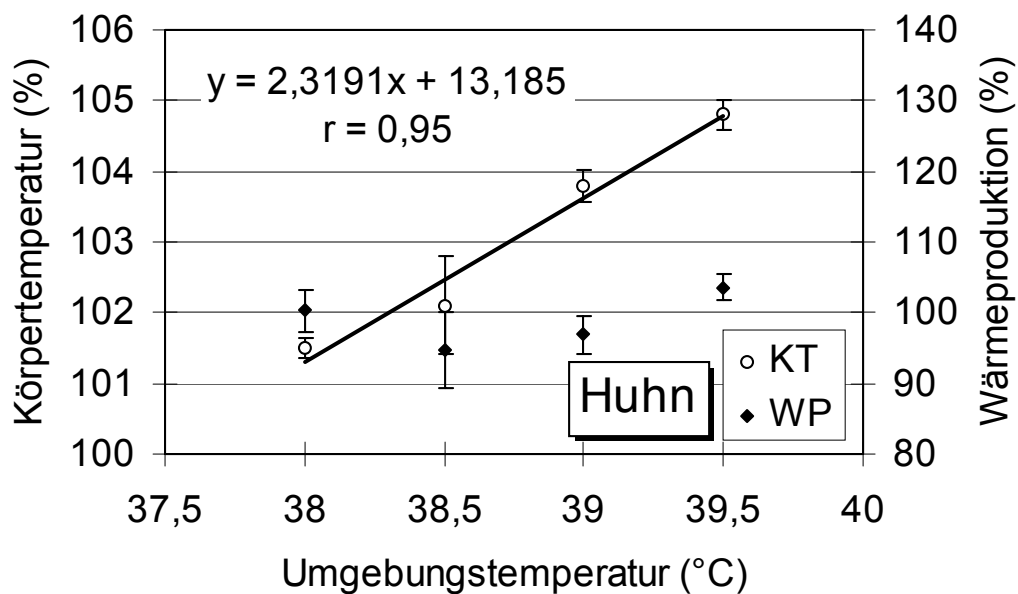
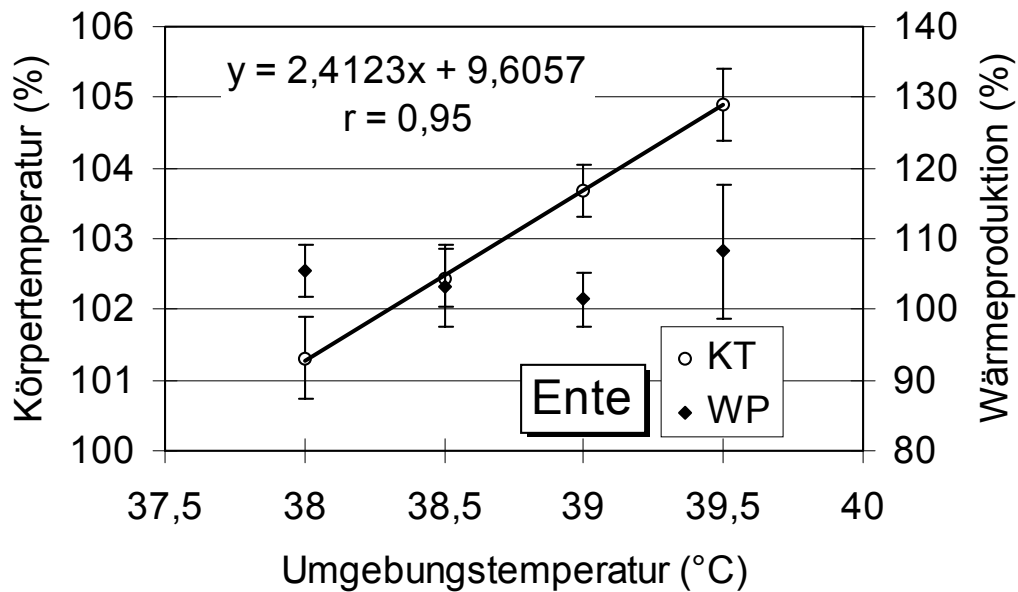


Abb. 24 (oben), Abb. 25 (unten): Werte der Körpertemperatur (KT) und der Wärmeproduktion (WP) der Entenembryonen des 34. Bebrütungstages bzw. der Hühnerembryonen des 21. Bebrütungstages am Versuchsende in Prozent der Werte bei normaler Umgebungstemperatur, bei Erhöhung der Umgebungstemperatur auf 38,0–39,5 °C. Die Datenpunkte stellen Mittelwerte aus 6 Tieren dar.

4.3 Zusammenfassung der Ergebnisse

4.3.1 Ergebnisse der Untersuchungen bei normaler Umgebungstemperatur

Die Embryonen beider Arten zeigten eine altersabhängige Steigerung der WP im untersuchten Bebrütungszeitraum, bei der Ente in drei, beim Huhn in zwei Abschnitten. Der zweite Abschnitt hatte jeweils die Form eines Plateaus (Ente: 29.–32. Bt; Huhn: ab 19. Bt).

Die KT stieg in den untersuchten Bebrütungszeiträumen stetig an. Sie entwickelte sich parallel zur WP und wies ebenfalls ein Plateau auf.

Zwischen der WP und der KT bestand bei beiden Embryonenarten ein linearer Zusammenhang hoher Signifikanz.

4.3.2 Ergebnisse der Untersuchungen bei niedrigen Umgebungstemperaturen

Bei den meisten Embryonen beider Arten kam es unmittelbar nach der UT-Absenkung zu einem KT-Abfall. Bei geringer Absenkung der UT wurde die KT bis zu 20 min konstant gehalten. Eine KT-Steigerung trat nicht auf.

Der Wert der KT am Ende der UT-Absenkung in Prozent des Ausgangswertes lag im Mittel aller Altersgruppen 0,3 % über dem prozentualen Wert der niedrigen UT im Verhältnis zur normalen UT.

Bei verschieden starken UT-Absenkungen am letzten Bt bestand zwischen der UT und der prozentualen Änderung der KT im Versuch ein signifikanter linearer Zusammenhang bei beiden Embryonenarten.

Die WP der Embryonen fiel in den meisten Versuchen bei UT-Absenkung ab. Dieser Abfall verringerte sich mit zunehmender Bebrütungszeit.

Unmittelbar nach Absenkung der UT traten zwei Reaktionstypen auf:

Typ 1: Primäre Erhöhung der WP auf Maximalwert, gefolgt von generellem WP-Abfall.

Typ 2: Sofortiger Abfall der WP.

Der Anteil von Typ 1 war bei Versuchen mit geringerer UT-Absenkung sowie bei Enten gegenüber Hühnerembryonen größer. Nur bei der Ente korrelierten Bt und die relative Häufigkeit der Typ 1-Reaktionen sowohl bei $\Delta UT = 3 \text{ K}$ als auch bei $\Delta UT = 6 \text{ K}$.

Am letzten Bt kam es bei geringer UT-Absenkung zu einem nicht signifikantem Anstieg der WP auf $101,8 \pm 3,04$ % ($\Delta UT = 1,5$ K) bei den Enten- und $100,2 \pm 8,12$ % ($\Delta UT = 1,0$ K) bei den Hühnerembryonen.

Bei allen untersuchten Embryonen wurde die Q_{10} -Schwelle von 2,0 unterschritten. Mit Verringerung der UT-Absenkung wurde zunehmend auch der Q_{10} von 1,0 unterschritten. Die Schwellentemperatur bei $Q_{10} = 2,0$ lag bei geringer UT-Absenkung höher als bei stärkerer.

4.3.3 Ergebnisse der Untersuchungen bei hohen Umgebungstemperaturen

Alle getesteten Embryonen reagierten auf UT-Erhöhung mit einem Anstieg der KT. Bei beiden Tierarten bestand am letzten Bt bei UT-Erhöhung auf 38,0–39,5 °C ein signifikanter linearer Zusammenhang zwischen der UT und der KT-Erhöhung im Versuchsverlauf.

72,2 % der Enten- und 76,7 % der Hühnerembryonen steigerten ihre WP unter dem Einfluß hoher UT (39,0 °C). Dabei zeigten jüngere Embryonen bis zu 10 % WP-Steigerung im Versuchsverlauf. Diese Steigerung wurde mit zunehmender Bebrütungsdauer geringer.

Bei Erhöhung der UT auf 38,0–39,5 °C am letzten Bt zeigten die Embryonen keine generelle Zunahme der WP-Steigerung mit steigender UT, sondern eine minimale Steigerung der WP bei UT = 39,0 °C (Ente) bzw. UT = 38,5 °C (Huhn), gefolgt von einem Maximum der WP-Steigerung bei UT = 39,5 °C bei beiden Arten.