

## Störungsbewertung anhand physiologischer Parameter

### Ommo Hüppop

**Assessing human disturbance effects through physiological parameters.** – Disturbances may affect physiological measures such as heart rate, energy budget, body condition, and finally reproduction and survival in both birds and mammals. They elevate energy consumption, e.g. through the production of «stress hormones», heightened activity («fight or flight» response), increased thermoregulatory costs and shortening of the time available for foraging. This may result in lower reproductive success, higher mortality and lower lifetime reproduction.

Key words: Birds, mammals, human disturbance, physiology, energetics, heart rate, review.

Dr. Ommo Hüppop, Institut für Vogelforschung «Vogelwarte Helgoland», P. O. Box 1220, D–27494 Helgoland

Mit der steigenden Nutzung der Lebensräume wildlebender Tiere durch den Menschen haben auch die Konflikte zwischen diesen beiden «Interessengruppen» zugenommen, ebenso die Zahl der Arbeiten, die sich damit beschäftigen. Kürzlich haben Keller (1995) und Knight & Gutzwiller (1995) umfangreiche zusammenfassende Darstellungen geliefert. Mit der vorliegenden Übersicht sollen ergänzend Störungseffekte auf physiologischer Ebene, vor allem hinsichtlich ihrer Auswirkungen auf Herzschlagrate, Energiehaushalt, Kondition sowie letztlich Fortpflanzungserfolg und Lebenserwartung von Vögeln und Säugern betrachtet werden, auch wenn in diesem Gebiet noch grosse Wissenslücken klaffen.

Störungen beeinflussen den Energiehaushalt unter Umständen über

- eine Steigerung des Energieumsatzes durch «Stresshormone»,
- erhöhte körperliche Aktivität,
- thermoregulatorische Nachteile und
- störungsbedingte Zeitverluste bei der Nahrungsaufnahme.

Alle diese Reaktionen können sich negativ auf das Individuum, die Population oder vielleicht sogar auf ein Ökosystem auswirken. Natürlich beeinflussen noch viele andere Faktoren die Populationsdynamik einer Art, so dass einzelne Parameter in ihren Folgen kaum zu isolieren sind, zumal sie oftmals kumulativ wirken. Störungseffekte können zudem schwer zu ent-

decken sein, da sie zum Beispiel bei wandernden Wasservögeln unter Umständen erst Tausende von Kilometern entfernt in den Brutgebieten sichtbar werden (z.B. Madsen 1995) oder über Konditionsverluste erst in späteren Jahren zum Tragen kommen. In vielen Fällen müssen deshalb noch theoretische Überlegungen an die Stelle von Belegen aus dem Freiland treten.

Psychischer und physischer «Stress» können sich natürlich auch noch auf andere Parameter des Kreislaufs und der Verdauung (Gabrielsen & Smith 1995) sowie auf die Reproduktionsfähigkeit (z.B. Wasser et al. 1993), das Immunsystem (z.B. Schedlowski & Tewes 1992), den Parasitenbefall (Ould & Welch 1980) u.a. auswirken (vgl. auch Hüppop & Hagen 1990 und Knight & Gutzwiller 1995). Dies darf auch bei Wildtieren nicht unbeachtet bleiben, soll hier aber ebenso wie die Neurophysiologie nicht behandelt werden.

### 1. Die Herzschlagrate als Mass für Erregung

Ein Problem der «Störungsforschung» ist eine möglichst objektive Beurteilung der Reizwirkung. Die Herzschlagrate (HR) hat sich als äusserst empfindlicher Erregungsindikator erwiesen. Mit ihrer telemetrischen Erfassung kann die Erregung eines Tieres häufig einem Einzelreiz zugeordnet werden (vgl. Übersicht

in Bastian 1984 und Beispiele in Gabrielsen 1987, Helb et al. 1989, Hüppop & Hagen 1990, Diehl 1992, Neebe & Hüppop 1994). Die HR ist zudem mit vertretbarem Aufwand über EKG-Sender oder über Körperschall-Mikrophone an Volierentieren und auch im Freiland weitgehend rückwirkungsfrei zu erfassen. EKG-Sender erfordern eine Ableitung über Haut- oder implantierte Elektroden, wobei die Sender ebenfalls implantiert oder den Tieren umgeschmalt werden (z.B. Webster 1967, Smith et al. 1981, Hüppop 1987, MacArthur et al. 1982, Diehl 1992, Hubert & Hüppop 1993, Bevan et al. 1994). Herztöne können dagegen auch durch Körperschall-Mikrophone von brütenden Vögeln (Kneis & Köhler 1977 und 1980, Jungius & Hirsch 1979, Hüppop & Hagen 1990, Ingold et al. 1992, Neebe & Hüppop 1994, Quaisser & Hüppop 1995 u.a.) oder neuerdings auch von frei beweglichen Vögeln (Wilbert 1994) erfasst werden. Nagel (1986) entwickelte eine ebenfalls «unblutige» Methode zur HR-Erfassung von Spitzmäusen: In der Ruhokammer wurden Edelstahl-Elektroden so angebracht, dass jeder Fuss auf eine andere Elektrode zu stehen kam. Dadurch war eine EKG-Ableitung möglich.

Nach der Darbietung eines Reizes sind zu unterscheiden (vgl. z.B. Diehl 1992):

- keine HR-Änderung,
- eine abrupte HR-Erhöhung mit anschliessendem Rückgang auf die Ausgangs-HR oder ein anderes Niveau,
- eine abrupte HR-Erniedrigung mit anschlies-

sendem Anstieg auf die Ausgangs-HR oder ein anderes Niveau,

- eine biphasische Reaktion: Sie beginnt mit einer HR-Erhöhung, auf die dann eine deutliche Erniedrigung unter die Ausgangs-HR folgt, bevor die HR wieder auf den Ruhewert (oder ein anderes Niveau) ansteigt.

Bei geringerer Erregung kann es zu mehr oder weniger starken Abweichungen von diesem Schema kommen, z.B. in Form von langfristigen HR-Schwankungen um den Ausgangswert. Sie äussern sich in einer erhöhten Streuung der HR, bevor diese hinsichtlich mittlerer Höhe und Streuung wieder ihre Ausgangswerte erreicht (Diehl 1992, Beck 1994, Tab. 1). Bei massiver Erregung kann die HR noch Stunden nach dem Reiz erhöht sein (Geist et al. 1985), bei Dauerstress sogar über Tage (Eisermann 1992).

Die sicherlich verbreitetste Reaktion ist eine akute HR-Erhöhung (Tachycardie). Sie ist auch uns Menschen als Teil einer Schreckreaktion hinlänglich bekannt und erfolgt sehr rasch. Meistens ist bereits das Herzschlag-Intervall, in dem der Reiz eintritt, gegenüber den vorhergehenden Intervallen deutlich verkürzt (Hüppop unveröff.).

Eine HR-Erniedrigung (Bradycardie) tritt vor allem bei Arten mit kryptischer Färbung auf. Durch Drückreaktionen («passive defense response») versuchen sie, so unauffällig wie möglich zu sein. Dazu pressen sie sich eng an Boden oder Nest und reduzieren Atmung und Herzschlag. Beispiele sind verschiedene En-

**Tab. 1.** Reaktionen von Rotschenkeln *Tringa totanus* auf vorgespielte akustische Reize an zwei Nestern. Es wurden jeweils das arithmetische Mittel und die Varianz der Herzschlagrate vor und nach Vorspiel der Reize mittels t- bzw. F-Test verglichen ( $p < 0,05$ ). Daten aus Beck (1994). - *Reactions of Redshanks Tringa totanus to acoustic stimuli presented at two different nests. The arithmetic means and the variances of the heart rate before and after presentation were compared using t-tests and F-tests, respectively ( $p < 0.05$ ). Data from Beck (1994).*

Reiztyp	n	signifikante Erhöhung nach Reiz (in % aller möglichen Fälle)	
		arithm. Mittel	Varianz
Hubschrauber-, Flugzeug-Geräusch	25	80	80
weisses Rauschen, Sägezahnton	18	50	70
Alarmrufe (Rotschenkel)	11	70	50
Alarmrufe (Küstenseeschwalbe, Austernfischer)	21	50	60

ten- und Hühnervögel, Limikolen und Trappen unter den Vögeln sowie Hirschkälber, Nager, Hasenartige, Opossums, aber auch Robben, Seekühe und der Mensch unter den Säugern. Werden die Tiere aber trotz ihrer Drückreaktion aufgestöbert, so reagieren auch sie als Vorbereitung auf Flucht oder Angriff mit abrupten HR-Erhöhungen (von Frisch 1966, Gabrielsen et al. 1977, Gabrielsen & Smith 1995, Quaißer & Hüppop 1995). Auch die Bradycardie kann über Minuten anhalten (Gabrielsen et al. 1977).

Je nach Tierart ist das Ausmass der erregungsbedingten HR-Änderung sehr unterschiedlich. Bei Bradycardien reduziert sich die

HR im Extremfall auf 24 % der Ausgangswerte. Tachycardien können andererseits zu einer 1,5- bis fast 15fachen HR-Erhöpfung führen. Dabei sind HR-Zunahmen um mehr als das Vierfache jedoch Ausnahmen. Tab. 2 verdeutlicht die sehr hohe Variabilität sowohl der Ruhe- als auch der Erregungswerte. Dies ist sicher teilweise auf Artefakte zurückzuführen. Bei der Vielzahl der untersuchten Arten und Bedingungen gibt es natürlich keine standardisierten Reize, die für einen genaueren Vergleich eine Voraussetzung wären. Die wenigen Arten, von denen Messungen verschiedener Autoren vorliegen (z.B. Rotschenkel *Tringa totanus*, Silbermöwe *Larus argentatus*), lassen

**Tab. 2.** Herzschlagraten einiger Vogelarten unter Ruhe (in Schlägen pro Minute) und Erregung (als Vielfache der Ruhe-HR). \* kennzeichnet Arten mit HR-Erniedrigung (Bradycardie). - *Heart rates of some bird species, unexcited (in beats per minute) and excited (as multiples of the unexcited heart rate).* \* marks species with heart rate decrease (bradycardia).

Art	Ruhe-HR (Schläge/min)	HR-Veränderung (mal Ruhe-HR)	Quelle
Adéliepinguin <i>Pygoscelis adeliae</i> , adult	86	1,7	
Küken	220	1,4	Culik et al. (1990)
Galapagosalbatros <i>Diomedea irrorata</i>	48–64	4,1	Jungius & Hirsch (1979)
Bindenfregattvogel <i>Fregatta minor</i>	68	14,7	Jungius & Hirsch (1979)
Blaufusstöpel <i>Sula nebouxi</i>	49	2,5	Jungius & Hirsch (1979)
Haus-/Stockente <i>Anas platyrhynchos</i>	122 – 140 (80)	3,8	Heise (1989)
Eiderente <i>Somateria mollissima</i> *	90 – 110	0,2 – 3,6	Gabrielsen (1987)
Moorschneehuhn <i>Lagopus lagopus</i> *	120 – 140	0,2 – 2,4	Gabrielsen et al. (1977)
Alpensneehuhn <i>Lagopus mutus</i> *	120 – 140	0,5 – 4,0	Gabrielsen (1987), Ingold et al. (1992)
Haushuhn <i>Gallus domesticus</i>	280 – 320	1,5	Duncan & Filshie (1980)
Grosstrappe <i>Otis tarda</i> *	71	0,6 – 8,8	Quaißer & Hüppop (1995)
Austernfischer <i>Haematopus ostralegus</i>	152 – 168	2,3	Hüppop & Hagen (1990)
Rotschenkel <i>Tringa totanus</i>	300	2,0	Ferns et al. (1980)
	158	3,2	Beck (1994)
Silbermöwe <i>Larus argentatus</i>	130 – 250	2,8	Kanwisher et al. (1978)
	240	2,5	Ball & Amlaner (1980)
Sturmmöwe <i>Larus canus</i>	144	2,6	Kneis & Köhler (1977)
Ringschnabelmöwe <i>Larus delawarensis</i>	200	> 3,0	Stout & Schwab (1980)
Lachmöwe <i>Larus ridibundus</i>	160–247	2,5	Kneis & Köhler (1980)
Gabelschwanzmöwe <i>Larus furcatus</i>	84	2,0	Jungius & Hirsch (1979)
Dreizehenmöwe <i>Rissa tridactyla</i>	180 – 200	2,8	Gabrielsen (1987)
	160 – 200	2,1	Hubert & Hüppop (1993)
Küstenseeschwalbe <i>Sterna paradisaea</i>	301 – 362	1,6	Neebe & Hüppop (1994)
Antarktiseseeschwalbe <i>Sterna vittata</i>	440	1,5	Gebauer (1989)
Waldohreule <i>Asio otus</i>	120 – 330	4,3	Berger (1992)
Amsel <i>Turdus merula</i>	309	1,9	Diehl (1992)
Goldammer <i>Emberiza citrinella</i>	360	1,5	Helb et al. (1989)

zudem vermuten, dass die HR nicht immer unter Ruhebedingungen in der thermoneutralen Zone gemessen wurde. Die HR wird nämlich nicht nur durch Erregung, sondern vor allem durch die Körpergrösse (z.B. Wieser 1986) und den Sauerstoffverbrauch, also den Energieumsatz, bestimmt. Letzteres wurde bei der Beurteilung von Reizwirkungen auf die HR nur selten berücksichtigt. Energieumsatz und Erregung beeinflussen die HR offensichtlich additiv, z.B. beim Weisswedelhirsch *Odocoileus virginianus* (Jacobsen 1979) oder beim Rotschenkel (Beck 1994). Bei der Ermittlung der Ruhe-HR müssen folglich auf den Energieumsatz zurückgehende HR-Änderungen ausgeschaltet werden. Dies wurde aber bei den meisten Untersuchungen nicht berücksichtigt.

Hinsichtlich der HR-Reaktion gibt es zudem grosse individuelle Unterschiede. Selbst ein und dasselbe Tier kann zu verschiedenen Tages- oder Jahreszeiten unterschiedlich heftig reagieren (Diehl 1992, Hüppop unveröff.). Aufeinander folgende Reize können sowohl zu einer erhöhten Empfindlichkeit (= Erniedrigung der Reizschwelle) als auch zu einer Gewöhnung (Habituation = Erhöhung der Reizschwelle) führen.

In aller Regel gibt die HR den Erregungszustand eines Tieres weit besser wieder als eine blossе Verhaltensbeobachtung, die unter Umständen nicht vorhandene «Gewöhnungseffekte» vortäuschen kann (z.B. Jungius & Hirsch 1979, Geist et al. 1985, Hüppop & Hagen 1990, Neebe & Hüppop 1994, Quaisser & Hüppop 1995). Ein Beispiel: Bei Küstenseeschwalben *Sterna paradisaea* fanden Neebe & Hüppop (1994) zwar eine Korrelation zwischen HR und dem (sichtbaren) «Aufmerksamkeitsstatus», doch war nur die Hälfte aller erregungsbedingten HR-Erhöhungen mit einer sichtbaren Verhaltensänderung gekoppelt.

Wie Beobachtungen an Dickhornschafen *Ovis canadensis* sowie an verschiedenen Küstenvogelarten, Waldohreulen *Asio otus* und Grosstrappen *Otis tarda* zeigen, sind über die HR auch sehr gut Lerneffekte nachweisbar: Geist et al. (1985) fanden bei Dickhornschafen eine weit stärkere HR-Erhöhung, wenn Menschen die den Tieren vertrauten Wege verliessen. Personen auf einem Weg können auch

dem Gelege eines Austernfischers *Haematopus ostralegus* kaum gefährlich werden, Personen, die sich frei im Gelände bewegen, aber sehr wohl. Brütende Austernfischer reagieren trotz gleicher Entfernung zum «Störreiz» deshalb auf Personen abseits von Wegen ebenfalls mit einer ungleich stärkeren HR-Erhöhung als auf Personen, die sich an (häufig begangene) Wege halten. Eine HR-Reaktion auf letztere unterbleibt oftmals sogar ganz (Hüppop & Hagen 1990). Brütende Waldohreulen reagieren ganz ähnlich (Berger 1992), und brütende Hennen der Grosstrappe erhöhen die HR sehr stark, wenn sich ein (gefährliches) Mähwerk nähert, aber nur wenig bei Annäherung eines (ungefährlichen) Heuwenders (Quaisser & Hüppop 1995). Bei Silbermöwen *Larus argentatus* und Austernfischern wurde zudem die lange bekannte Fähigkeit zum individuellen Erkennen von Personen durch die Erfassung der HR experimentell untermauert (Hüppop 1993). Rotschenkel reagieren auf vorgespielte Geräusche sehr unterschiedlich (Tab. 1): Anhand der HR konnte Beck (1994) nachweisen, dass 80 % aller vorgepielten Hubschrauber- und Flugzeug-Geräusche zu einer Erregung führten. Das ist mehr als der Anteil der Reaktionen auf artgene (70 %) oder artfremde (50 %) Alarmrufe. Selbst auf bis dahin unbekannte Kunstgeräusche reagierten die Vögel seltener (50 % aller Fälle). Auch hinsichtlich einer länger anhaltenden Erregung, die sich in grösserer Streuung der HR nach der Reizdarbietung äussert (s. oben), liegen Hubschrauber- und Flugzeug-Geräusche an der Spitze (Tab. 1). Diese Ergebnisse zeigen, dass die Rotschenkel offensichtlich frühere Erlebnisse schon alleine mit dem Geräusch eines Hubschraubers oder Flugzeugs verbinden.

Durch die telemetrische Erfassung der HR ist zwar hinlänglich bekannt, welche Faktoren Vögel und Säuger erregen und welche nicht, die Frage, welche (energetischen) Konsequenzen diese Erregung für die betroffenen Tiere haben kann, bedarf aber noch weiterer Erläuterungen.

## 2. Energetische Folgen von Erregung

Die HR wird zunächst durch den Energieumsatz eines Tieres bestimmt. HR und Sauerstoffverbrauch ( $\text{VO}_2$ , als Mass für den Energieumsatz) stehen meistens in linearer Beziehung. Es gilt:

$$\text{VO}_2 = \text{HR} \times \text{Schlagvolumen} \times \text{A-V-O}_2\text{-Diff.},$$

wobei A-V-O<sub>2</sub>-Diff. die Differenz der Sauerstoff-Konzentrationen im venösen und arteriellen Blut ist (Johnson & Gessaman 1973, Bevan et al. 1994). Veränderungen im  $\text{VO}_2$  können daher auf Änderungen dieser drei Grössen zurückgeführt werden. Bei Vögeln bleibt das Schlagvolumen selbst unter grosser körperlicher Belastung recht konstant, während HR und A-V-O<sub>2</sub>-Diff. mit erhöhtem  $\text{VO}_2$  zunehmen, wie z.B. Butler et al. (1977), Bech & Nomoto (1982) und Grubb (1982) an Hausstauben und -enten belegten. Da sich aber A-V-O<sub>2</sub>-Diff. zumindest bei mässiger körperlicher Belastung ebenfalls proportional zur HR ändert, bleibt die Relation von  $\text{VO}_2$  zu HR auch dann noch erhalten (Bamford & Maloij 1980). Lediglich bei noch höheren Belastungen, z.B. während oder kurz nach Flugphasen, kommt es zu einem höheren Sauerstoffpuls, also einer noch grösseren O<sub>2</sub>-Aufnahme pro Herzschlag (z.B. Gessaman 1980).

Die Korrelation zwischen HR und  $\text{VO}_2$  ist daher in der Regel hoch signifikant, so dass die HR als Mass für den jeweiligen Energieumsatz dienen kann (Webster 1967, Johnson & Gessaman 1973, Ferns et al. 1980, Gessaman 1980, Nilssen et al. 1984, Hüppop 1987, Nolet et al. 1992, Hubert & Hüppop 1993). Die Frage ist nun, ob die HR- $\text{VO}_2$ -Relation auch unter Erregung bestehen bleibt, ob also die HR als direktes Mass auch für eine erregungsbedingte Steigerung des  $\text{VO}_2$  und damit des Energieumsatzes dienen kann (Chabot 1991), obwohl das Tier keinerlei körperliche Aktivitäten zeigt.

Tatsächlich steigt unter Erregung der Energiestoffwechsel zum Teil erheblich. Hubert & Hüppop (1993) fanden bei Dreizehnmöwen *Rissa tridactyla* unter Erregung eine Verdoppelung der HR, aber eine Verdreifachung des Sauerstoffverbrauchs. Auch wenn die Möwen

niedrigen Temperaturen ausgesetzt wurden, stiegen Sauerstoffverbrauch und HR in linearem Zusammenhang. Bei gleicher HR war aber der Sauerstoffverbrauch höher als unter Erregungsbedingungen ohne thermoregulatorische Kosten. Watts et al. (1991) konnten bei Eisbären *Thalarctos maritimus* den Energieumsatz im Labor um 12–18 % erhöhen, indem sie die Tiere mit einer Schneefräse erschreckten. Bei Waldmäusen *Apodemus sylvaticus* kann noch zwei Stunden nach dem Anfassen der Energieumsatz um bis zu 65 % erhöht sein (Hayes et al. 1992). Und Pinguine haben noch Stunden nach dem Anbringen eines Data-Loggers eine erhöhte Körpertemperatur, ein sicheres Indiz für eine erregungsbedingte Energieumsatz-Erhöhung (Culik 1994).

Unter Erregung steigt also die HR oft an. Gleichzeitig erhöht sich der Energieumsatz, obwohl keine Aktivität zu erkennen ist. Kann aber die erhöhte Tätigkeit des Herzmuskels allein den erhöhten Energieumsatz erklären? Daten zum Energieumsatz einzelner Organe sind rar. Nach Wieser (1986) hat das Herz (bei Säugern) nur einen Anteil von etwas mehr als 1 % am Grundumsatz. Folglich kann keine auch noch so grosse Steigerung der Herzaktivität die z.B. bei der Dreizehnmöwe beobachtete Verdreifachung des Gesamt-Energieumsatzes erklären. Es müssen also noch andere Faktoren wirksam werden.

Einher mit der HR-Erhöhung geht eine Ausschüttung von «Stresshormonen» aus der Nebenniere (Harlow et al. 1987). Bei Säugern sind dies vor allem Adrenalin und Cortisol, bei Vögeln Adrenalin und Noradrenalin sowie Corticosteron. Alle diese Hormone greifen auch in den Zellstoffwechsel ein und können so den Energieumsatz beeinflussen (z.B. Siegel 1980, Axelrod & Reisine 1984, Hirsch Pescovitz et al. 1990). Adrenalin steigert den Energieumsatz beim Menschen um bis zu 30 %, bei Huftieren sogar um 25–50 % (Geist in Hüppop & Hagen 1990). Corticosteron kann den Energieumsatz bei Vögeln erhöhen, aber auch — durch eine «Dämpfung» der Aktivität — erniedrigen (Details z.B. bei Buttemer et al. 1991). Hinsichtlich der Wirkung von Hormonen auf den Energieumsatz unter Erregung besteht zwar noch grosser Forschungsbedarf. Es

ist aber wohl davon auszugehen, dass der unter Erregung erhöhte Stoffwechsel hauptsächlich auf Wirkungen von «Stresshormonen» zurückzuführen ist. Zweck dieser Reaktion ist, den Körper auf einen plötzlichen hohen Energiebedarf für Kampf oder Flucht vorzubereiten («fight or flight response»). Eine gesteigerte HR bereitet ausserdem auf eine zu erwartende Erhöhung des Sauerstoffbedarfs vor. Bei den Dreizehnmöwen wird unter Erregung pro Herzschlag weniger Sauerstoff verbraucht als anhand der Messungen beim ruhigen Tier zu erwarten wäre. Wenn es aber «brenzlich» werden sollte, steht der dadurch zu Organen und Muskeln transportierte Sauerstoff für energieaufwendige Reaktionen sofort zur Verfügung.

Wenn sich bei Tachycardie der Energieumsatz erhöht, so ist zu erwarten, dass bei Bradycardie nicht nur die HR, sondern auch der

Energieumsatz sinkt. Das ist tatsächlich der Fall, wie Smith et al. (1981) am amerikanischen Wasserkaninchen *Sylvilagus aquaticus* zeigten: Die mittlere HR vor, während und nach einem Reiz betrug 176, 128 bzw. 167 Schläge pro Minute, der damit einhergehende Sauerstoffverbrauch 7,65, 6,60 und 8,10 ml pro Minute und Kilogramm. Da der Sauerstoffverbrauch im Gegensatz zur HR nach dem Reiz höher als vorher ist, muss der Körper in der Zeit der Bradycardie eine Sauerstoffschuld eingegangen sein. Ähnliches gilt vermutlich für alle Vogel- und Säugerarten mit «passive defense response» (Gabrielsen & Smith 1995).

### 3. Energetische Folgen störungsbedingter Aktivitäten

Häufig bewirken Störungen nicht nur eine veränderte HR oder die Ausschüttung von Stresshormonen, was, wie gezeigt, schon für sich allein den Energieumsatz erheblich beeinflusst, sondern natürlich auch Flucht oder Angriff. Jede körperliche Aktivität erhöht den Energieumsatz (Tab. 3). Dies gilt besonders für Fliegen und Laufen (z.B. Moen 1973, Alexander 1982, Hüppop 1988). Bei extrem viel fliegenden Arten steigt der Energieumsatz während des Fluges zwar nur auf das Dreifache des Grundumsatzes, bei schlechten Fliegern oder hohen Geschwindigkeiten aber teilweise auf mehr als das Zwanzigfache. Flucht oder Angriff sind also stets sehr energieaufwendig.

Je nach den Bedingungen können bereits wenige Störungen den aktivitätsbedingten Energiehaushalt eines Tieres stark beeinflussen, wie folgende Überlegung zeigt: Gemsen *Rupicapra rup. rupicapra* wiegen etwa 17–40 kg, Alpensteinböcke *Capra ibex ibex* 50–100 kg. Für je ein 25, 50 und 100 kg schweres «Modellsäugtier» wurden in Tab. 4 die energetischen Kosten abgeschätzt, die auftreten, wenn diese Tiere über 500 m flüchten müssen, zusätzlich 100 m Steigung überwinden oder die Flucht gar durch brusthohen Schnee erfolgt (solche Fluchten entsprechen bei Störungen durch Gleitschirme durchaus der Realität, vgl. Schmidrig-Petrig & Ingold 1995, Ingold et al.

**Tab. 3.** Energiebedarf für verschiedene Aktivitäten als Vielfache des Grundumsatzes bei der Silbermöwe *Larus argentatus* (ergänzt nach Hüppop 1987) und bei einem 100 kg schweren Wiederkäuer (nach Moen 1973) als Vielfache des Grundumsatzes. - *Energy requirements for activities as multiples of the basal metabolic rate in Herring Gulls *Larus argentatus* (after Hüppop 1987) and for a 100 kg ruminant (after Moen 1973).*

Aktivität	Silbermöwe	100-kg-Säuger
Grundumsatz	1,0	1,0
Schlafen	1,1	
Liegen	1,1	
Stehen	1,2	1,1
Wiederkäuen		1,3
Picken	1,5	
Trinken	1,5	
Gehen	1,5	1,6
Gehen, 10 % Steigung		2,4
Laufen		8,0
Gefiederpflege	1,8	
Aggression (am Boden)	2,3	
Fressen	2,3	1,6
Baden	2,8	
Spielen		3,0
Fliegen	4,7	
	bis über 20?	

**Tab. 4.** Schätzung des Energiebedarfs für Fluchtreaktionen bei Gemsen *Rupicapra rup. rupicapra* und Alpensteinböcken *Capra ibex ibex* verschiedener Körpermasse. BMR = Grundumsatz, FMR = Energieumsatz im Freiland. - *Estimates of energy costs for flight reactions in Chamois (Rupicapra rup. rupicapra) and Alpine Ibex (Capra ibex ibex) of different body masses. BMR = basal metabolic rate, FMR = field metabolic rate.*

Körpermasse	25 kg	50 kg	100 kg	berechnet nach
BMR (kJ / d)	2463	3990	6464	Hayssen & Lacy (1985)
FMR (kJ / d)	9372	15512	25675	Nagy (1987)
500 m Laufen (kJ)	65	131	261	Dailey & Hobbs (1989)
in % des FMR	0,7	0,8	1,0	
100 m Steigen (kJ)	93	185	372	Dailey & Hobbs (1989)
in % des FMR	1,0	1,2	1,4	
500 m Laufen und 100 m Steigen (kJ)	158	316	631	Dailey & Hobbs (1989)
in % des FMR	1,7	2,0	2,5	
dgl. in brusthohem Schnee	348	695	1388	Dailey & Hobbs (1989)
in % des FMR	3,7	4,5	5,4	

1995). Die schwersten Exemplare sind am stärksten betroffen. Bei ihnen macht eine einzige Fluchtreaktion dieser Größenordnung bis zu 2,5 %, bei Schnee sogar 5,4 % des täglichen Gesamt-Energiebedarfs aus.

Noch einige weitere Beispiele sollen zeigen, wie Störungen den Energieverbrauch durch vermehrte Aktivität erhöhen: Bélanger & Bédard (1990) schätzten, dass Störungen vor allem durch Jagd und Flugzeuge die Zeit der Nahrungsaufnahme von Schneegänsen *Chen caerulescens* am Tage um 4—51 % verringern. Hiermit einher ging eine aktivitätsbedingte Zunahme des Energieverbrauchs um 3,4—5,3 % und eine Abnahme der Energieaufnahme um 1,9—19,4 %. Zum Ausgleich dieser grossen Verluste wäre die nächtliche Nahrungsaufnahme um 4—32 % zu erhöhen. Es sind daher Auswirkungen auf die Kondition der Gänse wahrscheinlich.

Stock & Hofeditz (1994) fanden im Vergleich zwischen einem stark und einem wenig gestörten Rastgebiet in Nordfriesland, dass Ringelgänse *Branta bernicla* störreizbedingte Zeitverluste bei der Nahrungsaufnahme und gesteigerte energetische Kosten durch Verhaltensänderungen und eine erhöhte Nahrungsaufnahme z.T. kompensieren können. Die Gänse erreichen aber offensichtlich die physiologischen Grenzen ihrer Kompensationsfähigkeit: Die Vögel im wenig gestörten Vorland können

knapp 12 % mehr Zugfett anlagern als die Gänse im stark gestörten Gebiet.

Goldregenpfeifer *Pluvialis apricarius* in einem englischen Moorgebiet verbrachten zur Zeit der Kükenführung 11 % der Zeit mit Reaktionen auf Personen. Da sie viel flogen, erhöhte dies ihren Energiebedarf um 15 % (Yalden & Yalden 1990). In einem englischen Nationalpark flogen brütende Flussuferläufer *Actitis hypoleucos* aufgrund von Störungen durch Angler und andere Besucher 29 % mehr als sie es ohne Störungen getan hätten. Einen grossen Anteil hatten dabei kräftezehrende territoriale Auseinandersetzungen, die sich an die Störungen anschlossen. Der Energieaufwand für die zusätzlichen Flüge erhöhte die zur Nahrungssuche benötigte Zeit um 3,7 % (Yalden 1992). Über die Folgen des erhöhten Energieverbrauchs bzw. der Konditionsverluste ist noch wenig bekannt.

#### 4. Einflüsse von Störungen auf Thermoregulation und Embryonalentwicklung

Wenn Altvögel ihre Eier oder Küken nicht bebrüten bzw. hudern können, mag dies

- Embryonen oder Küken durch Hypo- oder Hyperthermie schädigen,
- einen erhöhten Energieaufwand wegen des Wiedererwärmens des Geleges bedeuten,

oder  
 - wegen der durch niedrige Eitemperaturen verlängerten Embryonalentwicklung das Risiko von Eiverlusten durch Räuber erhöhen. Während der Bebrütungsphase werden die Eier in der Regel auf Temperaturen von 30—40 °C gehalten. Kurzzeitig werden von den Embryonen aber auch Temperaturen zwischen 16 und 41 °C ohne Schäden überstanden. Langfristig muss jedoch bei den meisten Arten ein sehr enger Temperaturbereich eingehalten werden (Webb 1987). Bei der Silbermöwe z.B. findet bei Nesttemperaturen unter 27 °C keine Entwicklung mehr statt. Schlupfrate und -geschwindigkeit sind unter 30 °C verringert. Die mittleren Temperaturen in erfolgreichen und nicht erfolgreichen Nestern unterscheiden sich nur wenig: sie betragen 34,4 bzw. 33,8 °C (Fox et al. 1978). Störungsbedingte Bebrütungspausen können also die Embryonalentwicklung negativ beeinflussen. Durch niedrige Temperaturen wird diese verlangsamt oder gar gestoppt. Dadurch verlängert sich die Bebrütungszeit, was die Gefahr eines Eierraubs vergrößert (z.B. Hüppop 1993).

Hinsichtlich des Energiebedarfs ist es günstiger, ein Gelege kontinuierlich auf gleicher Temperatur zu halten, als es nach einer Abkühlung wieder aufzuheizen (z.B. Biebach 1986). Erzwungene Bebrütungspausen wirken sich also negativ auf die Energiebilanz aus. Beim Austernfischer erfordert die Wiedererwärmung eines Dreiergeleges von 26 auf 32 °C rund 2,5 kJ, entsprechend 0,4 % des Gesamtenergiebedarfs eines Tages (Hüppop unveröff.). Zehn störungsbedingte Brutpausen würden also schon 4 % mehr Energieverbrauch pro Tag allein für Thermoregulation bedeuten, hinzu käme natürlich immer ein erhöhter Energiebedarf für die zusätzliche Aktivität (Flucht oder Angriff) und vermutlich für die damit verbundene Erregung.

### 5. Welche Konsequenzen hat eine störungsbedingte Erhöhung des Energieverbrauchs?

Für den Natur- und Artenschutz ist diese Frage von zentraler Bedeutung. Aber bisher können nur wenige Untersuchungen zu ihrer Beant-

wortung beitragen, so dass zunächst theoretische Überlegungen weiterhelfen müssen.

Skogland & Grøvan (1988) untersuchten die Kondition von Rentieren *Rangifer tarandus* zu Beginn und Ende der Jagdzeit in verschiedenen Gebieten Norwegens mit unterschiedlicher Jagdintensität: In Knutshø waren die Tiere zu Beginn der Jagdzeit in guter Kondition, sie nahmen dennoch während der Jagdzeit um etwa 5 % ab. Die Rentiere von der Hardangervidda waren in schlechterer Kondition und nahmen sogar um mehr als 10 % ab. Sie verbrachten während der Jagd weit mehr Zeit mit Umherziehen und deutlich weniger mit Grasens als vor und nach der Jagdzeit. Hingegen erhöhten die Tiere mit guter Kondition im wenig jagten Vergleichsgebiet Forelhogna ihre Körpermasse in der gleichen Zeit um fast 5 %. Nach Schnidrig-Petrig (1994) wurden bei Gemsen in zwei seit mehreren Jahren intensiv mit Gleitschirmen beflogenen Gebieten der Schweizer Alpen Geissen mit geringerer Körpermasse erlegt als vorher. In je zwei benachbarten Kontrollgebieten ohne Gleitschirmbetrieb traten diese Unterschiede nicht auf.

Störungen, die zum unmittelbaren Stresstod von Tieren führen, sind sicher die Ausnahme, doch erwähnt Jeppesen (1987) mehrere Fälle, bei denen Elche *Alces alces* und Rehe *Capreolus capreolus* an akutem Stress aufgrund grosser Orientierungsläufe starben. Zwei Elche verendeten bereits 10—15 min nach dem ersten Kontakt mit den Läufern.

Inzwischen ist bei vielen Vogelarten die plausible Annahme belegt, dass der Bruterfolg auch von den Energiereserven zur Brutzeit abhängt (Drent & Daan 1980). Störungsbedingte Konditionseinbussen sollten sich also in der Nachkommenzahl niederschlagen. In ungestörten Gebieten Norwegens bilden Kurzschnabelgänse *Anser brachyrhynchos* vor der Brutzeit rasch Fettdepots. Dies unterbleibt, wenn die Gänse durch Landwirtschaft gestört werden. Als Folge hiervon brüteten 46 % der «ungestörten» Gänsepaare erfolgreich, aber nur 17 % der «gestörten» (Madsen 1995). Auch der störungsbedingte Konditionsnachteil von Ringelgänsen gegen Ende des Winters im nordfriesischen Wattenmeer, über den bereits berichtet wurde, beeinflusst sehr wahrscheinlich

den Bruterfolg, denn dieser hängt massgeblich von der Kondition der Gänse zur Zeit des Abflugs aus den Winterquartieren ab (Ebbinge 1989). Ähnliches gilt sicher auch für Säugetiere.

Offensichtlich werden auch die Lebenserwartung und die Reproduktionsrate und damit die «lifetime reproduction» von erstaunlich geringen Veränderungen im Energiehaushalt beeinflusst, wie wenige Untersuchungen aus jüngster Zeit vermuten lassen. Lemon (1993) hat bei Zebrafinken *Taeniopygia guttata* im Labor künstlich den Energieverbrauch für die Nahrungsaufnahme um nur 0,6 bis 4,7 % gegenüber einer Kontrollgruppe erhöht, ohne ihnen mehr Futter zu bieten. Dadurch sank die Überlebensrate von 0,79 auf 0,71 bis 0,35, der Abstand zwischen einzelnen Bruten vergrösserte sich von 57 Tagen auf 60 bis 128 Tage.

Freilebende Vögel können über längere Zeiträume einen Energieumsatz aufrechterhalten, der bei ungefähr 4mal Grundumsatz, bei einigen Arten auch noch etwas darüber liegt (Drent & Daan 1980, Bryant 1991). Tatsächlich leben aber die meisten Vogelarten im Freiland auf weit «kleinerer Flamme» (Bryant 1991). Bei Mehlschwalben *Delichon urbica* haben Individuen mit einem mittleren Energieumsatz die höchste «lifetime reproduction». Ferner scheint auch bei dieser Art ein Einfluss des Energieumsatzes auf die Überlebensrate zu bestehen, der bisher einzige Hinweis aus dem Freiland: Bryant (1991) untersuchte den Energieumsatz von Mehlschwalben zur Brutzeit im Vergleich von Vögeln, die das nächste Jahr zurückkehrten, mit denen, die offensichtlich verstorben waren. Der Energieumsatz der nicht zurückgekehrten lag nur um 14 % über dem der Überlebenden.

Austernfischer erreichen im Winter im Freiland durchaus einen Energieumsatz von 4mal Grundumsatz. Während der Brutzeit reduzieren sie den Umsatz aber auf 2,8mal Grundumsatz, obwohl sie mit höherem Energieaufwand mehr Junge grossziehen könnten (Ens et al. 1992). Offensichtlich sind auch hier der Lebenserwartung und/oder der «lifetime reproduction» Grenzen durch den Energiehaushalt gesetzt.

Meine wenigen Beispiele verdeutlichen be-

reits, dass störungsbedingte Veränderungen des Energiehaushalts durch Erregung, körperliche Aktivität und Thermoregulation entscheidenden Einfluss auf Lebenserwartung und Reproduktionserfolg von Tieren haben können. Andererseits gibt es aber offensichtlich auch zahlreiche Fälle, in denen keine Störungseffekte z.B. auf Individuenzahl, Siedlungsdichte und Reproduktionserfolg nachgewiesen wurden (Dunnet 1977, Götmark 1992, Brown & Morris 1994, Keller 1995). Eine objektive Gewichtung anhand der Literatur ist aber unmöglich, weil Effekte ungleich häufiger publiziert werden als Nicht-Effekte. Ausserdem sind die Reaktionen oftmals sehr situationsspezifisch. Dies ist bei der Interpretation der hier dargestellten Fallbeispiele unbedingt zu berücksichtigen.

Hinsichtlich möglicher Auswirkungen auf Populationen ist zu bedenken, dass bei langlebigen «Grossvögeln» oft wenige Individuen den gesamten Nachwuchs einer Population erzeugen (z.B. Newton 1989). Wenn gerade diese einen Konditionsverlust oder verringerte Lebenserwartung erleiden, wirkt sich das auf den Bestand besonders negativ aus. Alle diese noch weitgehend theoretischen Überlegungen bedürfen dringend einer experimentellen Überprüfung.

## Literatur

- ALEXANDER, R. McN. (1982): Locomotion of animals. Blackie. Glasgow and London.
- AXELROD, J. & T. D. REISINE (1984): Stress hormones: their interaction and regulation. *Science* 224: 452–459.
- BALL, N. J. & C. J. AMLANER (1980): Changing heart rates of Herring Gulls when approached by humans. In: C. J. AMLANER & D. W. MACDONALD (Eds.): A handbook on biotelemetry and radio tracking. Oxford, New York, Toronto: 589–594.
- BAMFORD, O. S. & G. M. O. MALOY (1980): Energy metabolism and heart rate during treadmill exercise in the Marabou stork. *J. Appl. Physiol.: Respirat. Environ. Exercise Physiol.* 49: 491–496.
- BASTIAN, H.-V. (1984): Die Änderung der Herzfrequenz als Mass der Erregung – eine Literaturübersicht. *Vogelwarte* 32: 226–233.
- BECH, C. & S. NOMOTO (1982): Cardiovascular changes associated with treadmill running in the Pekin duck. *J. exp. Biol.* 97: 345–358.

- BECK, B. (1994): Einfluss von Störreizen auf die Herzschlagrate und das Verhalten brütender Rotschenkel (*Tringa totanus*). Diplomarbeit. Univ. Bielefeld.
- BÉLANGER, L. & J. BÉDARD (1990): Energetic costs of man-induced disturbance to staging Snow Geese. *J. Wildl. Manage.* 54: 36–41.
- BERGER, V. (1992): Herzfrequenzänderungen brütender Waldohreulen (*Asio otus*) auf Grund menschlicher Störungen. *Egretta* 35: 73–79.
- BEVAN, R. M., A. J. WOAKES, P. J. BUTLER & I. L. BOYD (1994): The use of heart rate to estimate oxygen consumption of free-ranging Black-browed Albatrosses *Diomedea melanophrys*. *J. exp. Biol.* 193: 119–137.
- BIEBACH, H. (1986): Energetics of rewarming a clutch in Starlings (*Sturnus vulgaris*). *Physiol. Zool.* 59: 69–75.
- BROWN, K. M. & R. D. MORRIS (1994): The influence of investigator disturbance on the breeding success of Ring-billed Gulls (*Larus delawarensis*). *Colonial Waterbirds* 17: 7–17.
- BRYANT, D. M. (1991): Constraints on energy expenditure by birds. *Acta XX Congr. Int. Orn.*: 1989–2001.
- BUTLER, P. J., N. H. WEST & D. R. JONES (1977): Respiratory and cardiovascular responses of the pigeon to sustained, level flight in a wind tunnel. *J. exp. Biol.* 71: 7–26.
- BUTTEMER, W. A., L. B. ASTHEIMER & J. C. WINGFIELD (1991): The effect of corticosterone on standard metabolic rates of small passerine birds. *J. Comp. Physiol. B* 161: 427–431.
- CHABOT, D. (1991): The use of heart rate telemetry in assessing the metabolic cost of disturbances. *Trans. N. Am. Wildl. Resour. Conf.* No. 56: 256–263.
- CULIK, B. M. (1994): Energy requirements of Pygoscelid penguins: a synopsis. *Ber. Polarforsch.* 150: 1–76.
- CULIK, B., D. ADELUNG & A. J. WOAKES (1990): The effect of disturbance on the heart rate and behaviour of Adélie penguins (*Pygoscelis adeliae*) during the breeding season. In: K. R. KERRY & G. HEMPEL (Eds.): *Antarctic ecosystems. Ecological change and conservation*. Berlin, Heidelberg u.a.: 177–182.
- DAILEY, T. V. & N. T. HOBBS (1989): Travel in alpine terrain: energy expenditures for locomotion by Mountain Goats and Bighorn Sheep. *Can. J. Zool.* 67: 2368–2375.
- DIEHL, P. (1992): Radiotelemetrische Untersuchungen der Herzfrequenz singender Amseln (*Turdus merula*). *J. Orn.* 133: 181–195.
- DRENT, R. & S. DAAN (1980): The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* 68: 225–252.
- DUNCAN, I. J. H. & J. H. FILSHIE (1980): The use of radio telemetry devices to measure temperature and heart rate in domestic fowl. In: C. J. AMLANER & D. W. MACDONALD (Eds.): *A handbook on biotelemetry and radio tracking*. Oxford, New York, Toronto: 579–588.
- DUNNET, G. M. (1977): Observations on the effects of low-flying aircraft at seabird colonies on the coast of Aberdeenshire, Scotland. *Biol. Cons.* 12: 55–64.
- EBBINGE, B. (1989): A multifactorial explanation for variation in breeding performance of Brent Geese *Branta bernicla*. *Ibis* 131: 196–204.
- EISERMANN, K. (1992): Long-term heart rate responses to social stress in wild European rabbits: Predominant effect of rank position. *Physiol. Behav.* 52: 33–36.
- ENS, B. J., M. KERSTEN, A. BRENNINKMEIJER & J. B. HULSCHER (1992): Territory quality, parental effort and reproductive success of Oystercatchers (*Haematopus ostragalus*). *J. Anim. Ecol.* 61: 703–715.
- FERNS, P. N., I. H. MACALPINE-LENY & J. D. GOSS-CUSTARD (1980): Telemetry of heart rate as a possible method of estimating energy expenditure in the Redshank *Tringa totanus* (L.). In: C. J. AMLANER & D. W. MACDONALD (Eds.): *A handbook on biotelemetry and radio tracking*. Oxford, New York, Toronto: 595–601.
- FOX, G. A., A. P. GILMAN, D. B. PEAKAL & F. W. ANDERKA (1978): Behavioral abnormalities of nesting Lake Ontario Herring Gulls. *J. Wildl. Manage.* 42: 477–483.
- GABRIELSEN, G. W. (1987): Reaksjoner på menneskelige forstyrrelser hos aerfugl, svalbardrype og krykkje i egg/ungeperioden. *Vår Fuglefauna* 10: 153–158.
- GABRIELSEN, G. W., J. KANWISHER & J. B. STEEN (1977): «Emotional» bradycardia: a telemetry study on incubating Willow Grouse (*Lagopus lagopus*). *Acta physiol. scand.* 100: 255–257.
- GABRIELSEN, G. W. & E. N. SMITH (1995): Physiological responses of wildlife to disturbance. In: R. L. KNIGHT & K. J. GUTZWILLER (Eds.): *Wildlife and recreationists. Coexistence through management and research*. Washington, Covelo: 95–107.
- GEBAUER, A. (1989): Der Einfluss der Vigilanz und verschiedener Erregungszustände auf die Herzrate brütender Antarktischeeschwalben. *Falke* 36: 331–337.
- GEIST, V., R. E. STEMPEL & R. H. JOHNSTON (1985): Heart-rate telemetry of Bighorn Sheep as a means to investigate disturbances. In: N. G. BAYFIELD & G. C. BARROW (Eds.): *The ecological impacts of outdoor recreation on mountain areas in Europe and North America*. Recreational Ecology Research Group Rep. 9: 92–99. Wye College, Wye, England.
- GESSAMAN, J. A. (1980): An evaluation of heart rate as an indirect measure of the daily metabolism of the American Kestrel. *Comp. Biochem. Physiol.* 65A: 273–289.
- GÖTMARK, F. (1992): The effects of investigator disturbance on nesting birds. *Curr. Ornithol.* 9: 63–104.
- GRUBB, B. R. (1982): Cardiac output and stroke volume in exercising ducks and pigeons. *J. appl. Physiol.* 61: 1570–1576.
- HARLOW, H. J., E. T. THORNE, E. S. WILLIAMS, E. L. BELDEN & W. A. GERN (1987): Cardiac frequency:

- a potential predictor of blood cortisol levels during acute and chronic stress exposure in Rocky Mountain Bighorn Sheep (*Ovis canadensis canadensis*). *Can. J. Zool.* 65: 2028–2034.
- HAYES, J. P., J. R. SPEAKMAN & P. A. RACEY (1992): Sampling bias in respirometry. *Physiol. Zool.* 65: 604–619.
- HAYSSEN, V. & R. C. LACY (1985): Basal metabolic rates in mammals: taxonomic differences in the allometry of BMR and body mass. *Comp. Biochem. Physiol.* 81A: 741–754.
- HEISE, M. (1989): Human-induced tachycardia in wild and tame Mallards (*Anas platyrhynchos*). *Comp. Biochem. Physiol.* 92A: 125–128.
- HELB, H.-W., H. VOGT & P. DIEHL (1989): The cardiac response of small songbirds to different song dialects measured by means of radiotelemetry. *Biotelemetry* 10: 345–351.
- HIRSCH PESCOVITZ, O., G. B. CUTLER & D. L. LORIAUX (1990): Synthesis and secretion of corticosteroids. In: K. L. BECKER (Ed.): Principles and practice of endocrinology and metabolism. Philadelphia: 579–591.
- HUBERT, B. & O. HÜPPOP (1993): The influence of excitement on heart rate and oxygen consumption of Kittiwakes (*Rissa tridactyla*). *Proc. Int. Congr. Appl. Ethol.*, Berlin 1993: 541–543.
- HÜPPOP, O. (1987): Der Einfluss von Wachstum, Thermoregulation und Verhalten auf den Energiehaushalt der Silbermöwe (*Larus argentatus* Pontoppidan, 1763). Dissertation. Univ. Hamburg. – (1988): Aktivität und Energieumsatz bei Vögeln: Methoden und Ergebnisse. Seevögel 9, Sonderband: 95–106. – (1993): Auswirkungen von Störungen auf Küstenvögel. *Wilhelmshavener Tage* 4: 95–104.
- HÜPPOP, O. & K. HAGEN (1990): Der Einfluss von Störungen auf Wildtiere am Beispiel der Herzschlagrate brütender Austernfischer (*Haematopus ostralegus*). *Vogelwarte* 35: 301–310.
- INGOLD, P., B. HUBER, B. MAININI, H. MARBACHER, P. NEUHAUS, A. RAWYLER, M. ROTH, R. SCHNIDRIG & R. ZELLER (1992): Freizeitaktivitäten – ein gravierendes Problem für Wildtiere? *Orn. Beob.* 89: 205–216.
- INGOLD, P., R. SCHNIDRIG-PETRIG, H. MARBACHER, U. PFISTER & R. ZELLER (1995): Tourismus, Freizeitsport und Wildtiere – Kurzbericht 1. Etappe 1990–1993 des Projektes Tourismus und Wild. Schriften. Umwelt, Bundesamt für Umwelt, Wald und Landschaft (BUWAL).
- JACOBSEN, N. K. (1979): Changes in heart rate with growth and activity of White-tailed Deer fawns (*Odocoileus virginianus*). *Comp. Biochem. Physiol.* 62A: 885–888.
- JEPPESEN, J. L. (1987): The disturbing effects of orienting and hunting on Roe Deer (*Capreolus capreolus*). *Dan. Rev. Game Biol.* 13(3): 4–24.
- JOHNSON, S. F. & J. A. GESSAMAN (1973): An evaluation of heart rate as an indirect monitor of free-living energy metabolism. In: J. A. GESSAMAN (Ed.): Ecological energetics of homeotherms. Monogr. Ser. Utah State Univ. Press. Logan 20: 44–54.
- JUNGIUS, H. & U. HIRSCH (1979): Herzfrequenzänderungen bei Brutvögeln in Galapagos als Folge von Störungen durch Besucher. *J. Orn.* 120: 299–310.
- KANWISHER, J. W., T. C. WILLIAMS, J. M. TEAL & K. O. LAWSON (1978): Radiotelemetry of heart rates from free-ranging gulls. *Auk* 288–293.
- KELLER, V. (1995): Auswirkungen menschlicher Störungen auf Vögel – eine Literaturübersicht. *Orn. Beob.* 92: 3–38.
- KNEIS, P. & D. KÖHLER (1977): Freilandmethode zur Erfassung der Herzschlagrate brütender Vögel. *Biol. Rdsch.* 15: 66–69. – (1980): Messungen zur Abhängigkeit der Herzrate vom Verhaltensstatus und zum Einfluss der Umgebungstemperatur auf die Eitemperatur brütender Lachmöwen (*Larus ridibundus*). *Zool. Jb. Physiol.* 84: 396–400.
- KNIGHT, R. L. & K. J. GUTZWILLER (1995): Wildlife and recreationists. Coexistence through management and research. Washington, Covelo: 95–107.
- LEMON, W. C. (1993): The energetics of lifetime reproductive success in the Zebra Finch *Taeniopygia guttata*. *Physiol. Zool.* 66: 946–963.
- MACARTHUR, R. A., R. H. JOHNSTON & V. GEIST (1982): Physiological correlates of social behaviour in Bighorn Sheep: a field study using electrocardiogram telemetry. *J. Zool.* 196: 401–415.
- MADSEN, J. (1995): Impacts of disturbance on migratory waterfowl. *Ibis* 137, Suppl. 1: S. 67–74.
- MOEN, A. N. (1973): Wildlife ecology. Freeman, San Francisco. XVI + 458 S.
- NAGEL, A. (1986): The electrocardiogram of European shrews. *Comp. Biochem. Physiol.* 83A: 791–794.
- NAGY, K. A. (1987): Field metabolic rate and food requirement scaling in mammals and birds. *Ecol. Monogr.* 57: 111–128.
- NEEBE, B. & O. HÜPPOP (1994): Der Einfluss von Störreizen auf die Herzschlagrate brütender Küstenseeschwalben (*Sterna paradisaea*). *Artenschutzreport* 4: 8–13.
- NEWTON, I. (1989): Lifetime reproduction in birds. London, San Diego.
- NILSSEN, K. J., H. K. JOHNSEN, A. ROGNMO & A. S. BLIX (1984): Heart rate and energy expenditure in resting and running Svalbard and Norwegian Reindeer. *Am. J. Physiol.* 246: R963–R967.
- NOLET, B. A., P. J. BUTLER, D. MASMAN & A. J. WOAKES (1992): Estimation of daily energy expenditure from heart rate and doubly labeled water in exercising geese. *Physiol. Zool.* 65: 1188–1216.
- OULD, P. & H. E. WELCH (1980): The effect of stress on the parasitism of Mallard ducklings by *Echinuria uncinata* (Nematoda: Spirurida). *Can. J. Zool.* 58: 228–234.
- QUAISSER, C. & O. HÜPPOP (1995): Was stört den Kulturfolger Grosstrappe *Otis tarda* in der Kulturlandschaft? *Orn. Beob.* 92: 269–274.
- SCHEDLOWSKI, M. & U. TEWES (1992): Verhaltensinflüsse auf das Immunsystem: Stress und Konditionierung. *Biologie in unserer Zeit* 22: 274–280.
- SCHNIDRIG-PETRIG, R. (1994): Modern Icarus in wild-

- life habitat: Effects of paragliding on behaviour, habitat use and body condition of Chamois (*Rupicapra rup. rupicapra*). Dissertation Univ. Bern.
- SCHNIDRIG-PETRIG, R. & P. INGOLD (1995): Auswirkungen des Gleitschirmfliegens auf Verhalten, Raumnutzung und Kondition von Gemsen *Rupicapra rup. rupicapra* in den Schweizer Alpen: Übersicht über eine dreijährige Feldstudie. Orn. Beob. 92: 237–240.
- SIEGEL, H. S. (1980): Physiological stress in birds. BioScience 30: 529–534.
- SKOGLAND, T & B. GRØVAN (1988): The effects of human disturbance on the activity of wild Reindeer in different physical condition. Rangifer 8: 11–19.
- SMITH, E. N., K. SIMS & J. F. VICH (1981): Oxygen consumption of frightened Swamp Rabbits, *Sylvilagus aquaticus*. Comp. Biochem. Physiol. 70A: 533–536.
- STOCK, M. & F. HOFEDITZ (1994): Grenzen der Kompensation: Energiebudgets von Ringelgänsen unter der Wirkung von Störreizen. In: M. STOCK: Auswirkungen von Störreizen auf Ethologie und Ökologie von Vögeln im Wattenmeer. Dissertation. Univ. Osnabrück, Verlag Shaker, Aachen: 139–175.
- STOUT, J. F. & E. R. SCHWAB (1980): Telemetry of heart rate as a measure of the effectiveness of dispersal inducing stimuli in seagulls. In: C. J. AMLANER & D. W. MACDONALD (Eds.): A handbook on biotelemetry and radio tracking. Oxford, New York, Toronto: 603–610.
- VON FRISCH, O. (1966): Herzfrequenzänderungen bei Drückreaktion junger Nestflüchter. Z. Tierpsychol. 23(4): 32–35.
- WASSER, S. K., G. SEWALL & M. R. SOULES (1993): Psychosocial stress as a cause of infertility. Fertil. Steril. 59: 685–689.
- WATTS, P. D., K. L. FERGUSON & B. A. DRAPER (1991): Energetic output of subadult polar bears (*Ursus maritimus*): Resting, disturbance and locomotion. Comp. Biochem. Physiol. 98A: 191–193.
- WEBB, D. R. (1987): Thermal tolerance of avian embryos: a review. Condor 89: 874–898.
- WEBSTER, A. J. F. (1967): Continuous measurement of heart rate as an indicator of the energy expenditure of sheep. J. Nutr. 21: 769–785.
- WIESER, W. (1986): Bioenergetik. Stuttgart, New York. 245 S.
- WILBERT, J. (1994): Digitale Analyse eines im magnetischen Wechselfeld aufgenommenen Körperschalles. Diplomarbeit. Univ. Kaiserslautern.
- YALDEN, D. W. (1992): The influence of recreational disturbance on Common Sandpipers *Actitis hypoleucos* breeding by an upland reservoir, in England. Biol. Conserv. 61: 41–49.
- YALDEN, P. E. & D. W. YALDEN (1990): Recreational disturbance of breeding Golden Plovers *Pluvialis apricarius*. Biol. Conserv. 51: 243–262.