

Wie großzügig sind Vögel? Bekanntes und Neues aus der Erforschung des Vogelherzens

Roland Prinzinger



PRINZINGER, R. (2013): How big-hearted are birds? Well-known and new aspects from research on the avian heart. *Ornithol. Beob.* 110: 281–294.

The paper gives a comparative overview of the different aspects of the heart of birds: general views on morphology (anatomy of the heart, the arterial system, allometric and systematic correlations), aspects of evolutionary and ontogenetic (juvenile) development, embryogeny of the heart and carotides), principles of function (the heart as pump for blood-circulation, the electrocardiogram ECG, methods of telemetry of heart frequency) as well as different morphological and functional correlations (heart mass, peculiarities = relative size of the small and big breast muscles, systematic order, locomotion dependencies, O₂-pulse).

Roland Prinzinger, FB Biowissenschaften, Institut für Biologie I, Johann Wolfgang Goethe-Universität, Biologicum, Max-von-Laue-Straße 13, D–60439 Frankfurt/Main, E-Mail prinzinger@bio.uni-frankfurt.de

Das Herz ist ein Organ, das in Kultur und Wissenschaft eine herausragende Bedeutung hat. Schon vor Jahrtausenden wurde das Herz als Sitz des Lebens erkannt, und die Erforschung des Kreislaufsystems ist aktueller als je zuvor. Dennoch ist es erstaunlich, dass viele einfache Dinge, wie die Pumpfunktion des Herzens, vielfach immer noch falsch verstanden und dargestellt werden. Auch in der ornithologischen Forschung gibt es deshalb zahlreiche Themata, die noch nicht im Detail bekannt sind. Im Folgenden soll deshalb ein kleiner «herzlicher» Überblick über Bekanntes und Neues gegeben werden. Die Beschränkung des Druckraumes erlaubt dabei nur eine cursorische Zusammenfassung.

Bisher nicht veröffentlichte Werte stammen von Untersuchungen, die Diplomanden und Doktoranden bei uns durchgeführt haben, insbesondere Boris Drowowitz und Nicole Drinkuth (Drowowitz 2012, Drinkuth 2013).

1. Generelles zur Morphologie

1.1. Der Grobbau des Vogelherzens

Der Bau des typischen Vogelherzens (Abb. 1) unterscheidet sich vom typischen Herzen des Säugers nur in wenigen Punkten:

(1) Der Durchmesser der einzelnen Herzmuskelfasern ist mit etwa 5–10 µm wesentlich kleiner als beim Säuger.

(2) Einige Arten besitzen auch als erwachsene Individuen die zusätzliche fetale Herzkammer, den *Sinus venosus*. In diesen münden die Äste der drei Hohlvenen. Zwei Sinuatrial-Klappen trennen den rechten Vorhof vom *Sinus venosus*.

(3) Die rechte Atrio-Ventrikular-(AV)-Klappe des Säugers wird durch eine starke und breite Muskelklappe ersetzt.

(4) Rechte und linke Lungenvene können sich vereinigen und als gemeinsame Lungenvene bis in die AV-Öffnung hineinreichen.

(5) Typische Herzkranzgefäße fehlen. Eine

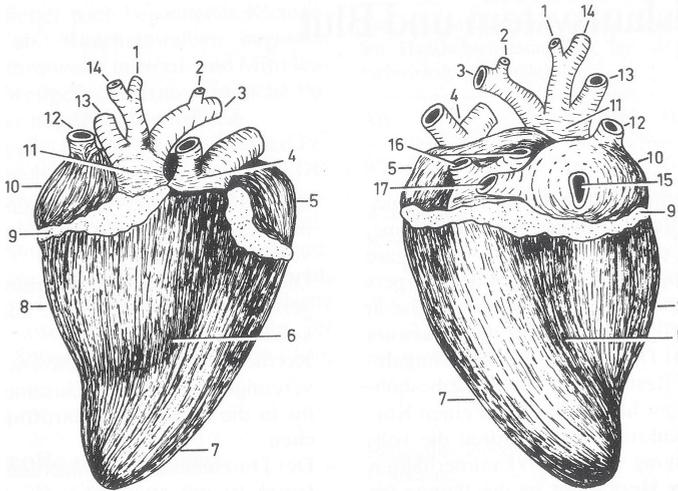


Abb. 1. Herz des Haushuhns, schematisch (nach verschiedenen Autoren aus Bezzel & Prinzinger 1990). Dorsale Ansicht links, sternale (ventrale) Ansicht rechts. 1 = Arteria (A.) carotis communis dextra, 2 = A. carotis communis sinistra, 3 = A. brachiocephalica sinistra, 4 = A. pulmonalis, 5 = linkes Atrium (Vorkammer), 6 = Sulcus longitudinalis, 7 = linker Ventrikel (Hauptkammer), 8 = rechter Ventrikel, 9 = Fettgewebe im Sulcus coronarius, 10 = rechtes Atrium, 11 = Aorta ascendens, 12 = Vena (V.) cava cranialis (anterior) dextra; 13 = Aorta descendens, 14 = A. brachiocephalica dextra, 15 = V. cava caudalis (V. c. posterior), 16 = V. pulmonales, 17 = V. cava cranialis (anterior) sinistra. – Heart of the [domestic] chicken. Left dorsal, right ventral view. 5 = left atrium, 7 = left ventricle, 8 = right ventricle, 9 = fat tissue in the Sulcus coronarius, 10 = right atrium.

«schwammige» Innenstruktur übernimmt deren Funktion der Herzversorgung.

(6) Die relative Herzmasse ist etwa doppelt

so groß wie beim Säuger. Sie ist umso größer, je besser und ausdauernder der Vogel fliegen kann.

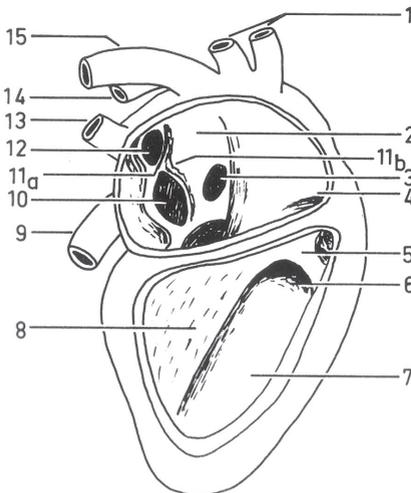


Abb. 2. Schnitt durch das Herz am Beispiel des Höckerschwans *Cygnus olor* (nach Jones & Johansen 1972 aus Bezzel & Prinzinger 1990). 1 = Carotiden-Äste (A. carotis communis, Halsschlagader), 2 = Vorkammer-Septum (Septum interatriale), 3 = Öffnung der linken V. cava cranialis, 4 = Septum der Atrio-Ventrikular-(AV)-Klappe (Septum atrioventriculare), 5 = Muskelband, 6 = Öffnung des Lungen-Arterien-Stammes, 7 = rechter Ventrikel, 8 = Muskel der AV-Klappe, 9 = V. cava posterior (caudalis), 10 = Öffnung der V. cava posterior in den rechten Vorhof, 11 = a/b rechte und linke Sinuatrial-Klappe, 12 = Öffnung der rechten V. cava cranialis (anterior), 13 = rechte V. cava cranialis, 14 = rechter Lungen-Arterienstamm, 15 = A. brachiocephalica. – Sectional view of the heart of Mute Swan *Cygnus olor*. 3 = opening of left V. cava cranialis, 6 = opening of the pulmonal arteria.

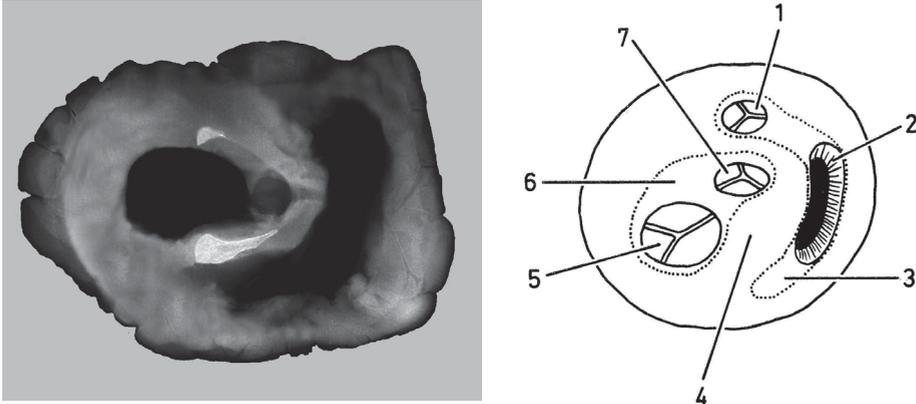


Abb. 3. Links: Röntgenaufnahme durch die Ventilebene eines Rinderherzens (gleiche Orientierung wie Abb. rechts). Weiß abgesetzt sind die beiden Herzknochen (*Os cordis*) zu erkennen. Diese findet man bei großen Säugetieren, bei Vögeln kommen sie nicht vor. An deren Stelle befinden sich Bindegewebsverstärkungen (Aufnahme R. Prinzinger). Rechts: Schematische Aufsicht auf die Ventilebene eines Vogelherzens (aus Bezzel & Prinzinger 1990). 1 = Lungenarterien-Klappen (im rechten Ventrikel), 2 = AV-Klappen (rechte Kammer); 3 = rechter Ventrikel (Hauptkammer), 4 = Ventrikel-Septum, 5 = AV-Klappen (linke Kammer), 6 = linke Haupt-Kammer (Grenze punktiert), 7 = Klappen zwischen Aorta und linkem Ventrikel. – *Left: Heart-bones (*Os cordis*) in the heart of a cow (and other big mammals). These bones are not present in birds where their place is taken by compacted, strong connective tissue. Right: Schematic view of an avian heart at the valve level. 1 = valves of the *A. brachiocephalica* (right ventricle), 2 = AV-valves (right ventricle), 3 = right ventricle, 4 = ventricle-septum, 5 = AV-valves left ventricle, 6 = left ventricle (borders dotted), 7 = valves between aorta and left ventricle.*

Weitere Unterschiede (Bau der Herzzellen, Herzgröße etc.) sind in den nachfolgenden Kapiteln beschrieben.

1.2. Die Hauptarterien des Vogelherzens

Die Aortenwurzel (*Aorta ascendens*) entwickelt sich in der Embryogenese aus dem 4. Kiemenbogen (s. Kap. 2.2) und aus der rechten dorsalen Aorta (Details s. Bezzel & Prinzinger 1990): So biegt sie im Gegensatz zum Säuger nach rechts ab. Die daraus entspringenden Hauptarterien zeigen dann eine große anatomische Mannigfaltigkeit (Abb. 4). Viele Vögel mit Doppelcarotiden (Halsgefäßen, s. Abb. 4) haben eine Intercarotide, die verhindert, dass es beim starken Drehen des Kopfes zu einer einseitigen Unterbindung des Blutzuflusses in den Kopf kommt, wie es bei nur einer Carotide leicht der Fall sein könnte.

1.3. Myokard-Zellen (Kardio-Myozyten)

Allgemeines: Die Herzmuskulatur (Myokardium) hat große Ähnlichkeit mit der Skelettmuskulatur. Herzmuskelzellen (Kardio-Myozyten) enthalten in der Regel aber nur einen Kern pro Zelle (selten 2), sind also kein morphologisches, aber ein funktionelles Synzytium. Wie die Skelett- hat auch die Herzmuskulatur einen regelmäßigen Aufbau aus speziellen quergestreiften Muskelfasern (Myofibrillen). Besonderheiten sind aber die Verzweigung und die Verbindung der einzelnen Kardio-Myozyten über Glanzstreifen (*Disci intercalares* oder *Disci intercalati*), wohingegen Skelettmuskel (-Vorläufer)-Zellen während der Embryonalentwicklung zu echten mehrkernigen Synzytien verschmelzen und somit lange Muskelfasern ausbilden. Kardio-Myozyten bilden aber ein funktionales Synzytium. Glanzstreifen enthalten zur Impulsübertragung Gap Junctions und zur Stabilisierung des Zellverbands und Kraftübertragung Desmosomen (*Maculae*

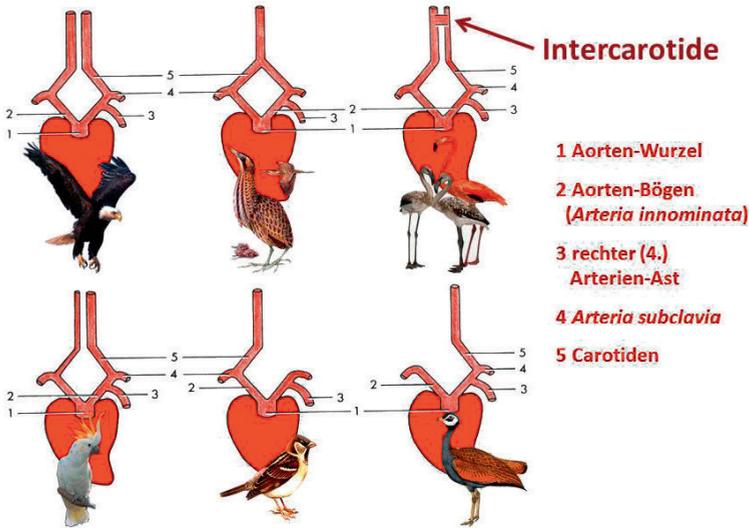


Abb. 4. Dorsale Sicht der wichtigsten vom Herz ausgehenden Arterien (nach Glenny 1940, 1943, 1955). Von links nach rechts: Oben Seeadler *Haliaeetus* sp.; bei Vögeln vorherrschender Typ. Rohrdommel *Botaurus* sp. und Reiher der Gattung *Butorides* sp. sowie Flamingos *Phoenicopterus* sp.; unten Gelbwangenkakadu *Cacatua sulphurea*, Singvögel Passeriformes und Trappen der Gattung *Eupodotis* (2 Arten). – Dorsal view of the main arteries emerging from the heart in different birds (species see above). The first type (Sea Eagle) is the most prevalent. 1 = aortic root, 2 = innominate artery, 3 = fourth right aortic arch, 4 = subclavian artery, 5 = carotid artery.

adhaerentes) und Adhärenz-Kontakte (*Fasciae adhaerentes*). Histologisch zeigt sich zudem ein relativ gering ausgebildetes sarkoplasmatisches Retikulum.

Ventrikel-Myozyten der Vögel (Abb. 5) haben im Gegensatz zu jenen der Säuger keine T(transversal)-Tubuli und sind im Durchmesser 5–10-mal kleiner. Konsequenterweise kommen sie – bezogen auf das gleiche Volumen – beim Vogel in viel größerer Zahl vor. Die geringere Größe beruht evtl. auf dem Fehlen der T-Tubuli, die der Versorgung des Herzmuskels dienen. Das Sarkoplasmatische Retikulum ist sehr gut entwickelt, und die Tubuli enthalten im Atrium und im Ventrikel dichte Granula, die vermutlich im Zusammenhang mit der hohen Kontraktionsfrequenz stehen. Bei Säugern dagegen findet man diese Granula vor allem im Atrium.

Bei Vogel-Kardiomyozyten findet man hohe Zahlen von Mitochondrien, die bezüglich ihrer Menge bei Hochleistungsfliegern zu den Myofibrillen im Verhältnis bis zu 1:1 vorkommen können; hier fehlen dann Glykogen-Granula

(z.B. Slautterback 1965, Didio 1967, Sommer & Johnson 1969, Sommer & Steere 1969, Hirakow 1970, Farner & King 1972).

1.4. Die Allometrie der Herzmasse

Die absolute Herzmasse ist klar mit der Körpermasse korreliert (Abb. 6). Im doppelt logarithmischen Maßstab ergibt sich eine lineare Abhängigkeit. Danach ist die Herzmasse (HM) mit der 4. Wurzel der Körpermasse (KM) korreliert (nimmt die Körpermasse um den Faktor 16 zu, verdoppelt sich die Herzmasse). Diese Abhängigkeit gilt auch für Säuger; das Herz ist bei ihnen aber nur rund halb so groß! Die entsprechenden Korrelationsgleichungen der Geraden in Abb. 6 lauten: $\lg HM_{\text{Vögel}} = -2,17 + 0,92 \lg KM$; $\lg HM_{\text{Säuger}} = -2,26 + 0,86 \lg KM$; für einen 100 g schweren Vogel bzw. Säuger ergeben sich daraus Herzmassen von 5,62 bzw. 3,16 g (die Zahlen entsprechen gleichzeitig den Prozentwerten).

Abb. 5. Vergleich der verschiedenen Myokardtypen von Wirbeltiergruppen (nach Hirakow 1970); Ultrastrukturaufnahmen im Längsschnitt, ohne Glykogen-Granula und Ribosomen, um den grundsätzlichen Bau übersichtlicher darzustellen. P = primitiver oder embryonaler Typ, S = Sauropsiden-Typ (Reptilien und Vögel), M = Säuertyp aus dem Ventrikel. Säuger-Myozyten aus dem Vorhof (Atrium) können S-Typen gleichen. Im rechten Zellteil sind die Mitochondrien weggelassen, um die Tubulus-Struktur besser zu zeigen. Basis-Strukturen: Bl = Basal-Membran, Er = endoplasmatisches (sarkoplasmatisches) Retikulum, G = Golgi-Apparat, Id = Interscalarscheiben, Mf = Myofibrille, Mt = Mitochondrien, N = Kern (Nukleus), Pm = Plasma-Membran, Sc = spezielles Sarkoplasma-Segment, das enge Verbindung zur Plasma-Membran hat, Ts = transversales Tubulus-System. – *Ultrastructural view of myocardial cells; granulations such as glycogen and free ribosomes are omitted in order to depict the structure more clearly. P = primitive or embryonic type. S = sauropsidian type, M = ventricular mammalian type. Mammalian atrial myofibers may look like S-types. In the right fiber segment mitochondria are omitted to show the tubular structure more clearly. Bl = basement lamina; Er = endoplasmic (sarcoplasmic) reticulum, G = Golgi complex, Id = intercalated disc, Mf = myofibril, Mt = mitochondria; N = nucleus, Pm = plasma membrane, Sc = special segment of sarcoplasmic reticulum in close association with plasma membrane, Ts = transverse tubular system.*

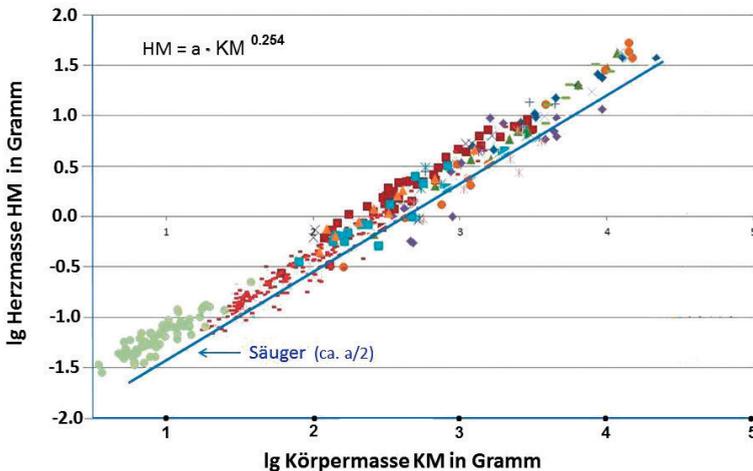
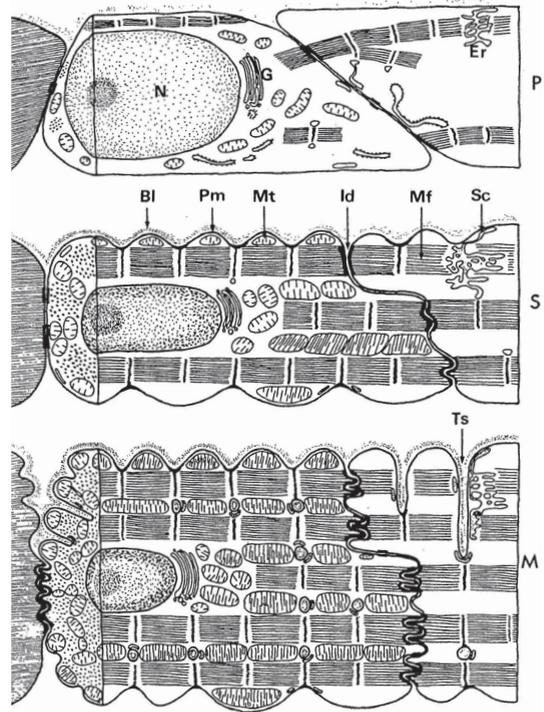


Abb. 6. Größenvergleich der Herzmasse bei Vögeln und Säugern (blaue Gerade). Dargestellt sind eigene Daten von 15 Ordnungen und 245 Arten vom kleinsten bis zum größten Vogel, die bisher nicht veröffentlicht wurden. Korrelationsgleichungen s. Text. – *Allometry of heart mass in birds (based on 15 orders and 245 species; up to now not published) and mammals (blue line). Correlation-equations see text.*

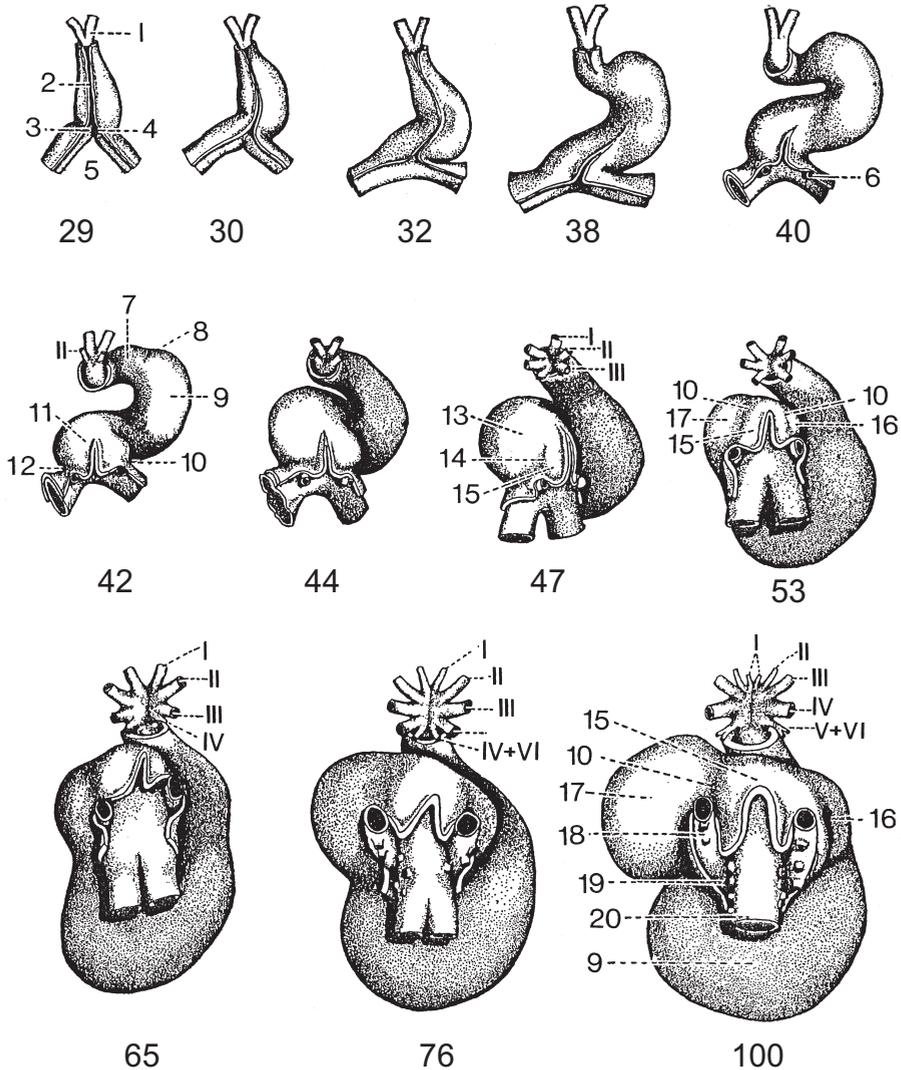


Abb. 7. Dorsale Sicht des Vogelherzens (Huhn) während der Embryogenese (Patten 1948, verändert). Die großen Zahlen unter den einzelnen Abb. geben die Bebrütungszeit in Stunden an. I–VI = (paarige) Aortenbögen/-Wurzeln, 2 = dorsales Mesokardium, 3 = Endokardium, 4 = Epi-Myokardium, 5 = omphalomesenterische Venen, 6 = Cuvier-Gang, 7 = *Bulbus cordis*, 8 = bulboventrikuläre Region, 9 = Ventrikel, 10 = sino-atriale Region, 11 = sino-atriale Region vor ihrer völligen Teilung, 12 = wie 10, 13 = Atrium-Vorhof, 14 = wie 10, 15 = *Sinus venosus*, 16 = rechtes Atrium, 17 = linkes Atrium, 18 = Cuvier-Gang, 19 = Stümpfe einiger großer Lebersinuide, 20 = verschmolzene omphalo-mesenterische (= Nabel-)Venen. – *Dorsal views of the chicken heart during embryogeny to show changes in shape and its regional differentiation; big numbers indicate hours since the beginning of incubation. I–VI aortic arches, 2 = dorsal mesocardium, 3 = endocardium, 4 = cut edge of epi-myocardium, 5 = omphalomesenteric veins, 6 = duct of Cuvier, 7 = bulboventricular region, 8 = bulboventricular region before its definite division, 9 = ventricle, 10 = sino-atrial region, 11 = sino-atrial region before its definite division, 12 = as 10, 13 = atrium, 14 = as 10, 16 = right atrium, 17 = left atrium, 18 = duct of Cuvier, 19 = stubs of some of the larger hepatic sinusoids, 20 = fused omphalo-mesenteric veins.*

2. Aspekte der evolutiven und ontogenetischen Entwicklung

2.1. Embryogenese des Herzens

In Abb. 7 sind das Wachstum (Größe, Form etc.) und die Differenzierung (Ausbildung der Herzgefäße) bei einem Hühnerembryo in den ersten gut vier Tagen (100 h) gezeigt. Nach rund 15 % der Bebrütungszeit sind alle wichtigen Herzteile entwickelt. Die 6 Kiemenbögen sind allerdings noch nicht reduziert (vgl. Abb. 8). Während dieser Entwicklung findet zudem eine Drehung des Embryos in der Längsachse statt.

2.2. Embryo-/Phylognese des herznahen Arterien- (Carotiden-) Systems

Die Embryogenese stellt eine Wiederholung der Phylognese dar (biogenetische Regel):

Von den bei Fischen ursprünglich 6 Kiemenbögen bleiben beim Vogel im Verlauf der Embryonalentwicklung nur der 3. (wird zu den Carotiden) und der 4. (wird zur abführenden Aorta) Bogen erhalten. Abb. 8 zeigt dies stark schematisiert. Auch bei Vögeln (und Säugern) sind zu Beginn der Embryogenese 6 Kiemenbögen angelegt. Weitere Details zu den abführenden Hauptarterien des Herzens im Adultstadium s. Kap. 1.2.

3. Wie funktioniert das Herz?

3.1. Das Herz als Blut-Pumpe

In vielen aktuellen Publikationen (s. unten) und selbst in Lehrfilmen (vgl. Internet) wird die Pump-Funktion des Herzens bis heute falsch dargestellt: Meist arbeitet dabei das ganze Herz als Ball-Pumpe (Abb. 9). D.h., Ventrikel

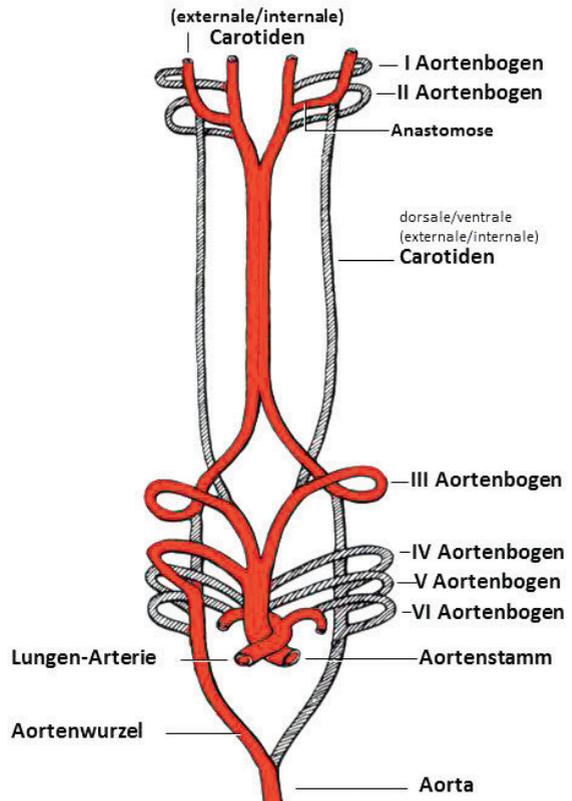


Abb. 8. Embryo-/Phylo-Genese des herznahen Arteriensystems bei Vögeln (nach Goodrich 1930). Schraffierte Gefäße sind beim ausgewachsenen Vogel nicht mehr vorhanden. – *Developmental changes in the main blood vessels (carotid and systemic arteries) during embryogeny. The cross-hatched vessels are not present in adult birds. I–VI aortic arches. «Lungenarterie» = pulmonary artery; «Aortenstamm» = systemic artery.*

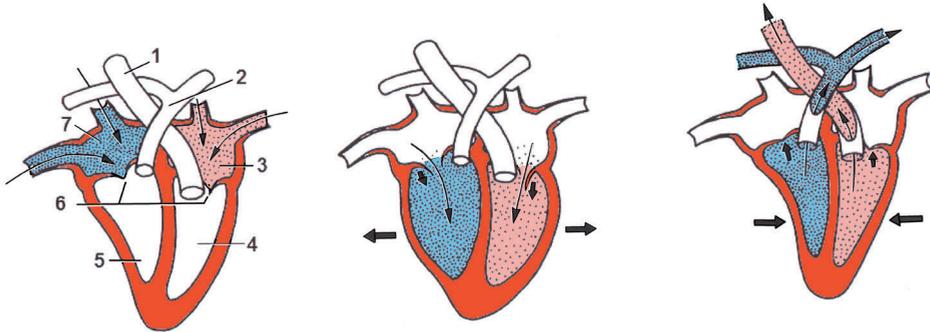


Abb. 9. Falsch dargestellte Pump-Funktion des Herzens (verändert aus Podulka et al. 2004). Ventrikel (und Atrien?) kontrahieren wechselweise; das Herz verkürzt sich zudem. 1 = Aorta, 2 = Lungen-Arterie, 3 = linkes Atrium, 4 = linker Ventrikel, 5 = rechter Ventrikel, 6 = Atrio-Ventrikular-(AV)-Klappen, 7 = rechtes Atrium. Dünne Pfeile markieren den Blutfluss, dicke die Bewegung der Ventrikel. – *False illustration of the pump function of the heart. Ventricles and atria contract and the heart shortens. In this way of working, the heart cannot pump blood! 2 = pulmonary trunk, 3 = left atrium, 4 = left ventricle, 5 = right ventricle, 6 = atrioventricular valves, 7 = right atrium. Thin arrows indicate the direction of the blood flow, thick arrows the movements of the ventricles.*

und Atrien ziehen sich wechselweise komplett zusammen und entspannen sich wieder. Diese Funktionsweise tritt allerdings nur an freiparierten Herzen auf und wurde deshalb lange falsch verstanden – zum Teil wird sie das im-

mer noch. Als Ballpumpe kann das Herz *in situ* aber kein Blut transportieren, was sich experimentell leicht zeigen lässt!

Das Herz arbeitet nach dem Prinzip einer Hubkolben-Pumpe (wie beim Automotor).

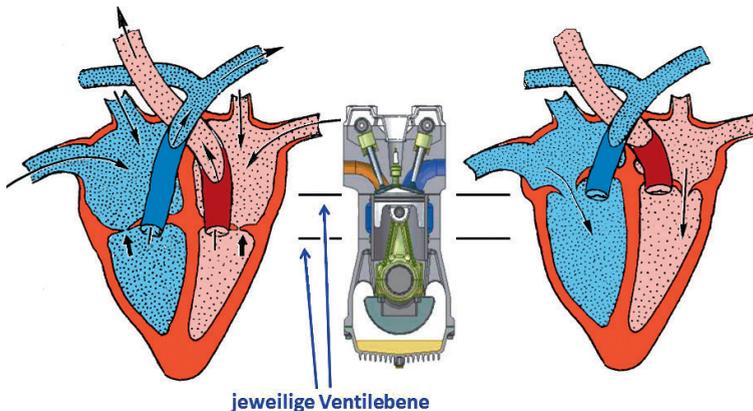


Abb. 10. (Richtige) Funktionsweise des Herzens als Hubkolbenpumpe. Das Prinzip ist das eines Automotors (Mitte). Dünne Pfeile markieren die wechselnde Richtung des Blutstromes (arteriell rot, venös blau). Dicke Pfeile (links) weisen auf die AV-Klappen, die bei der Kontraktion der Ventrikel schließen. Bezeichnungen sonst wie in Abb. 9. – *Correct illustration of the functioning of the bird heart. There is no change in length or width of the heart; only the AV-level (blue lines) is altered, so the volumes of ventricle and atrium are changed. This is the principle of an automotive engine. Thin arrows mark changing directions of blood flow (blue venous, red arterial); thick arrows mark AV-valves which are closed during the contraction of ventricles.*

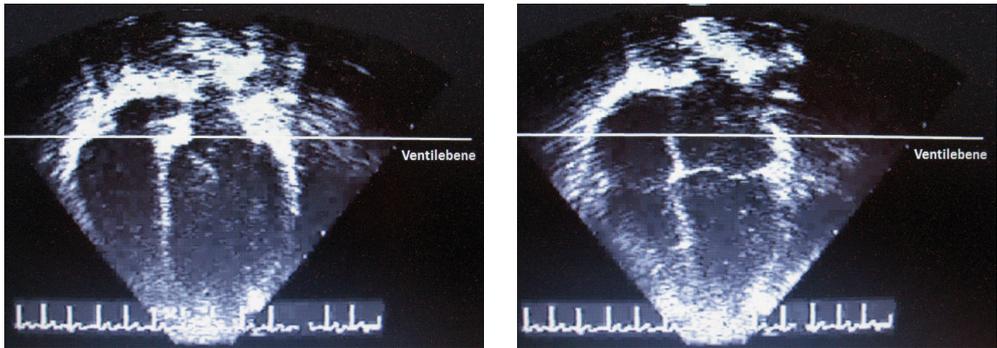


Abb. 11. Echokardiogramm des Herzens mit Verschiebung der Ventilebene. Links Vorhöfe und rechts Ventrikel kontrahiert. Aufnahmen R. Prinzinger. – *Echocardiogram to show the change in the AV-level during pumping. Left: atria and right: ventricles contracted.*

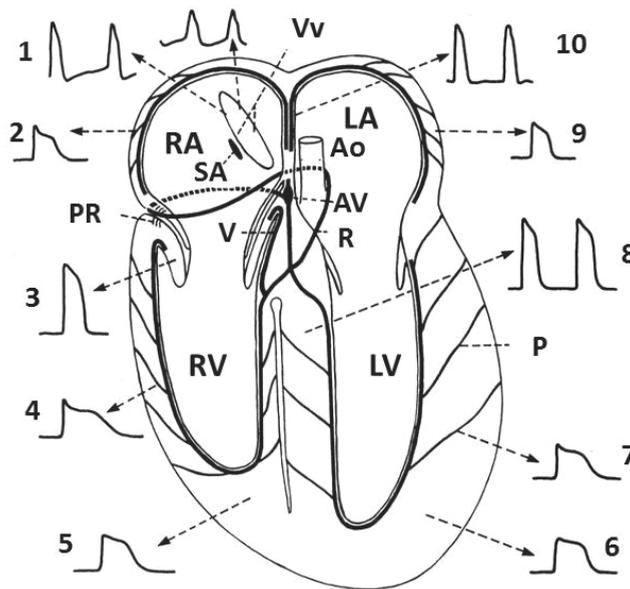


Abb. 12. Transmembran-Aktionspotenziale verschiedener Herzbereiche beim Vogel; ventrale Ansicht (nach Davies 1930 und Moore 1965). RA = Rechtes Atrium, RV = Rechter Ventrikel, LV = Linker Ventrikel, SA = Sinuatrial (Sinus-)Knoten, LA = Linkes Atrium, AV = Atrio-Ventrikular-Knoten, Ao = Aorta, PR = Purkinje-Ring, V = Ventil-Ast der AV-Klappe, R = peri-arteriale Purkinje-Fasern. 1 = Sinus-Atrium-Ventil rechts, 2 = Purkinje-Fasern rechtes Atrium, 3 = rechtes AV-Ventil, 4 = rechte Purkinje-Fasern Ventrikel, 5 = Ventrikel-Muskel rechts, 6 = Ventrikel-Muskel links, 7 = linke Purkinje-Fasern Ventrikel, 8 = Ventrikel-Septum (Scheidewand), 9 = Vorhof(Atrium)-Muskel, 10 = Vorhof-Septum, 11 = Sinus-Atrium-Ventil (Eingang der Körper-Hohlvene). – *Transmembrane action potentials and the purkinje system of the bird heart, ventral view. RA = right atrium, RV = right ventricle, LV = left ventricle, SA = S-A-node, LA = left atrium, AV = AV-node, PR = purkinje ring, V = valve branch of AV-valve, R = recurrent branch of purkinje fiber. 1 = right S-A valve, 2 = right atrium purkinje fiber, 3 = right A-V valve, 4 = right ventricle purkinje fiber, 5 = right ventricle muscle, 6 = left ventricle muscle, 7 = left ventricle purkinje fiber, 8 = ventricular septum, 9 = atrium muscle, 10 = inter-atrial septum, 11 = S-A-valve.*

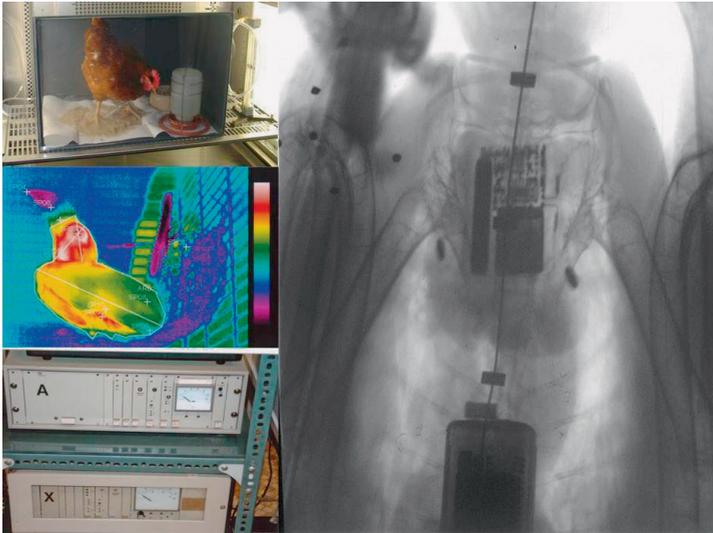


Abb. 13. Das rechte Röntgen-Bild zeigt einen Gänsegeier *Gyps fulvus* mit EKG-Sender, der zusätzlich mit einem GPS-Sender ausgestattet wurde. Im Freiflug testeten wir solche Tiere in Israel und im Zoo Innsbruck. So konnten wir detaillierte Informationen zur Herzphysiologie des Geiers an einem freifliegenden Exemplar bestimmen, den wir vorher im Labor «geeeicht» hatten (linke Fotos): Dabei wurde das EKG, der O_2 -Verbrauch, die CO_2 -Abgabe und die Wärmeabstrahlung (im Beispiel ein Hornvogel) unter verschiedenen Temperatur-, LD- und Fütterungs-Bedingungen gemessen (links oben das Beispiel eines Huhns in der Stoffwechselkammer). Vgl. Walzer et al. (1998); Aufnahmen R. Prinzinger. – *The right picture shows a radiograph of a Griffon Vulture *Gyps fulvus* with an implanted ECG-transmitter and a GPS-receiver. In Israel and in the zoo Innsbruck (Austria) we tested free-flying vultures to get detailed information on their heart physiology. Prior to this the birds were «calibrated» in the laboratory, where we measured ECG, O_2 -consumption, CO_2 -production (fotos left below and above) and radiation of heat under different light-dark cycles, feeding conditions and ambient temperature.*

Weder Länge noch Breite (Durchmesser) des Herzens ändern sich dabei. Allein durch longitudinales Verschieben der AV-Ventilebene (d.h. der Ebene, auf der die Klappen zwischen Vorhof und Ventrikel liegen) werden die für das Pumpen notwendigen Volumenänderungen der Atrien und der Ventrikel erreicht (Abb. 10, 11).

3.2. Das Elektrokardiogramm (EKG)

Zur Beurteilung der Herzleistung ist die Ableitung eines EKG ein wichtiges Hilfsmittel. Es erlaubt die einfache Bestimmung der Herzfrequenz (HF) und in bestimmten Grenzen auch die Bestimmung der Herzkraft und des Herzschlagvolumens. Mit implantierten EKG-Sendern können diese Faktoren telemetrisch und über lange Zeit an ungestörten Vögeln gemessen werden (s. z.B. Bögel et al. 1998). Das

EKG hängt in seiner Form sehr stark von den Ableitungspunkten ab und ist normalerweise ein Summenpotenzial verschiedener Verlaufsformen. Das Vogel-EKG sieht am und im Herzen selbst sehr unterschiedlich aus (Abb. 12).

3.3. Methodik zur Daten-Erfassung (Herzfrequenz-Telemetrie)

Zur Untersuchung der Herzfunktion wurde Vögeln ein EKG-Sender implantiert und parallel dazu der Gasaustausch und die Wärmeabstrahlung bestimmt (Abb. 13). Auf der Basis dieser Daten konnte man die Herzfrequenz, den Sauerstoff-Puls und das Schlagvolumen berechnen und in Beziehung zu verschiedenen anderen physiologischen Parametern setzen. Die Reichweite der Sender beträgt z.T. mehrere Kilometer und die Lebensdauer teils mehrere Monate.

Kleine EKG-Sender haben heute ein Gewicht von rund 1,8 g; das Größte und Schwerste daran ist die Batterie.

3.4. Relative Herzmasse, Brustmuskel-Relation und systematische Zugehörigkeit

Das Herz ist ein «Treibstofflieferant», ein Motor, der u.a. auch die Flugmuskeln versorgt. Es gibt 2 Flugmuskeln: Der große zieht den Flügel nach unten (Senker) und sorgt für Auf- und Vortrieb. Der kleine hebt (Heber) den Flügel nach oben und dient (auch) dem Vortrieb (s. unten). Je nach Flugtypus einer Art (Segelflug, aktiver Schlagflug) stehen beide Muskeln in einem unterschiedlichen Masse-Verhältnis zueinander. Die relative Herzmasse nimmt dabei mit zunehmendem Anteil des kleinen von etwa 1 % des Körpergewichts um rund 20 % auf etwa 1,2 % zu. Deutlich aus der Reihe fallen allerdings die Hühner und die Kolibris (Abb. 14).

Kolibris (untersucht wurden 69 Arten!) haben ein Verhältnis beider (roten, s. unten) Mus-

keln von rund 1:1 und dazu ein relativ sehr großes Herz. Es ist im Mittel rund doppelt so groß wie das der übrigen Vogelordnungen. Kolibris sind ausdauernde Schwirrfieger, bei denen beide Flugmuskeln für Vor- und Auftrieb sorgen (können), die also einen besonders hohen und lang andauernden «Treibstoffbedarf» aufweisen. Das Herz muss dafür groß sein und die (roten) Muskeln müssen einen hohen Myoglobin-Gehalt als Sauerstoff-Speicher aufweisen. Hühner dagegen sind Laufvögel mit einem sehr kurzen «Explosionsflug». Die Muskulatur ist weiß (viel Muskelfasern, wenig Myoglobin) und kann kurzfristig anaerob versorgt werden: Ein großes Herz kann sich das Huhn somit «sparen». Es liegt deutlich unter dem allometrischen Erwartungswert.

3.5. Herzgröße und Fortbewegungsform

Im direkten Vergleich zweier sehr nah verwandter Arten zeigt sich die Abhängigkeit der relativen Herzgröße von der Fortbewegungs-

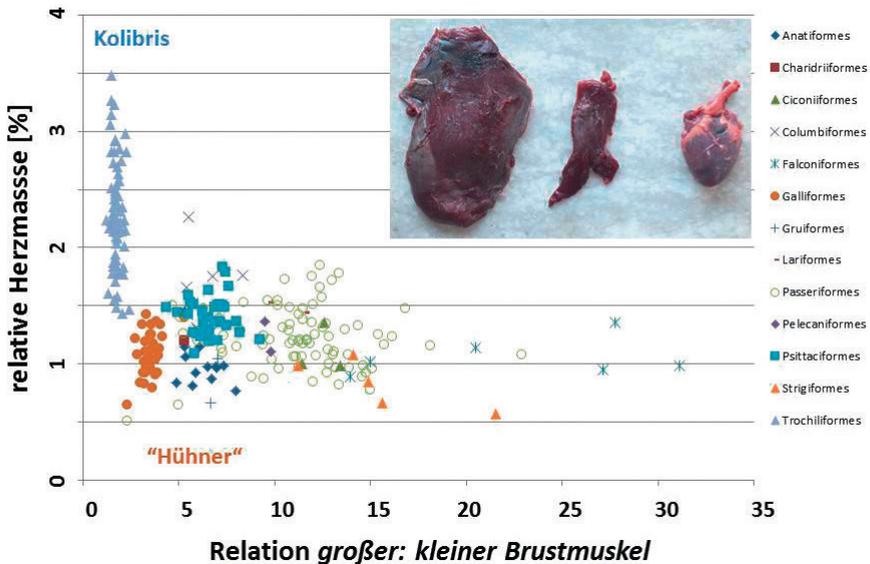


Abb. 14. Relative Herzmasse in % des Körpergewichts, Brustmuskel-Relation und systematische Zugehörigkeit (13 Vogelordnungen, 245 verschiedene Arten; eigene Daten, unveröff.). Das inserierte Foto zeigt von links nach rechts den großen, den kleinen Brustmuskel und das dazugehörige Herz einer Amsel *Turdus merula*. – Relative heart mass and breast-muscle relation in 13 bird orders (245 different species). The photo shows from left to right the big and the small breast muscle and the heart of a Blackbird *Turdus merula*. «Kolibris» = hummingbirds; «Hühner» = Galliformes.

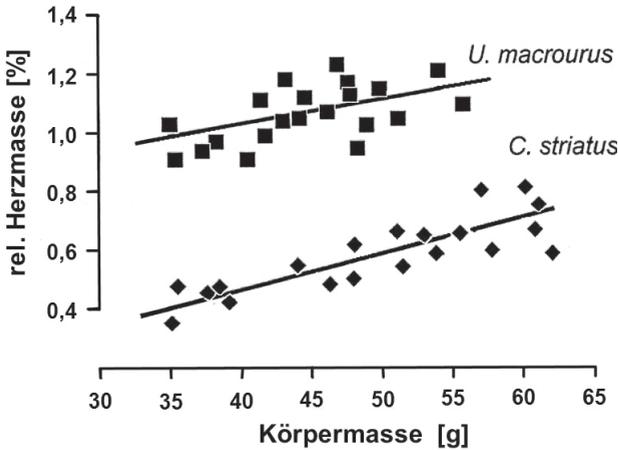


Abb. 15. Die relative Herzgröße (in Abhängigkeit von der Körpermasse) der beiden Mausvogel-Gattungen *Colius* (C.) und *Urocolius* (U.) in der juvenilen Wachstums-Phase. Die Abb. zeigt gleichzeitig die relative Zunahme der Herzmasse in der Jugendentwicklung. In dieser Form ist sie für Vögel charakteristisch (nach Schaub & Prinzinger 1999, Prinzinger et al. 2003 und weiteren Daten). – *The relative allometric heart mass of two species of mousebirds during juvenile growth. The more flying type Urocolius has the bigger heart. The figure also shows the increase of relative heart mass during juvenile growth, which is characteristic in birds.*

form sehr deutlich: Die Mausvögel teilt man in 2 Gattungen, ein, die Breitschwanz- bzw. Schmalschwanz-Arten (*Colius* sp. bzw. *Urocolius* sp.). *Colius* repräsentiert mehr den Klettertyp und *Urocolius* mehr den Fliegertyp. Der Fliegertyp hat das größere Herz (Abb. 15).

3.6. Korrelationen von Herzfrequenz, Sauerstoff-Puls (Schlagvolumen) und Stoffwechselrate

Die Herzleistung kann durch drei Parameter an die physiologischen Erfordernisse (insbesondere den Stoffwechsel-Bedarf) ange-

passt werden: Herzfrequenz, Sauerstoff-Puls (Schlagvolumen) und Blutdruck. Da die Sauerstoffsättigung des Hämoglobins physikalisch-chemischen Bedingungen gehorcht und kaum veränderlich ist (Ausnahme: pH-Wert), kann man über den O_2 -Puls ohne großen Fehler das Schlagvolumen berechnen.

Abb. 16 zeigt die Korrelation von Herzfrequenz (HF) und Stoffwechselrate (SWR). Im Schlaf (SWR 20–30 J/g*h) liegt die Herzfrequenz relativ konstant bei rund 85 Schlägen pro min. Hier erfolgt die Anpassung der Herzleistung auf Schlagvolumen-Basis. Darüber hinaus ist ein linearer HF-Anstieg erkennbar

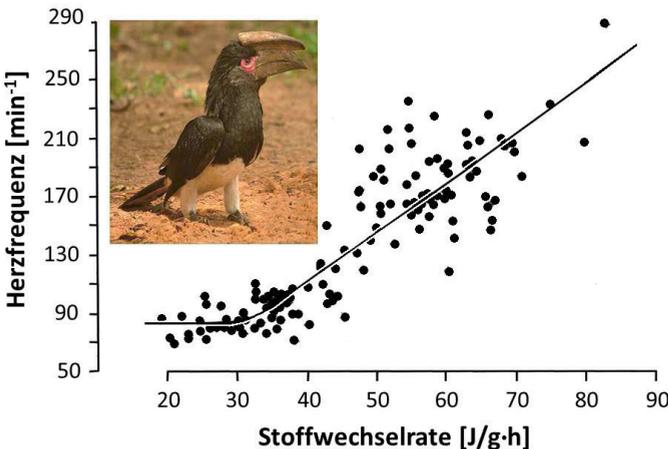


Abb. 16. Die Korrelation von Herzfrequenz (HF) und Stoffwechselrate (SWR) beispielhaft beim Rhinocerosvogel *Buceros rhinoceros*. Insgesamt wurden 3 Arten Hornvögel (*Buceros rhinoceros*, *Ceratogymna bucinator*, *Tockus deckeni*) untersucht, die ähnliche Werte lieferten. Korrelation für SWR 35–85 J/g*h: $HF = -22,6 + 3,22 \cdot SWR$. Im SWR-Bereich 20–30 schlief der Vogel. – *The correlation between heart frequency (HF) and metabolic rate (SWR). In the SWR-range 20–30 the bird was sleeping.*

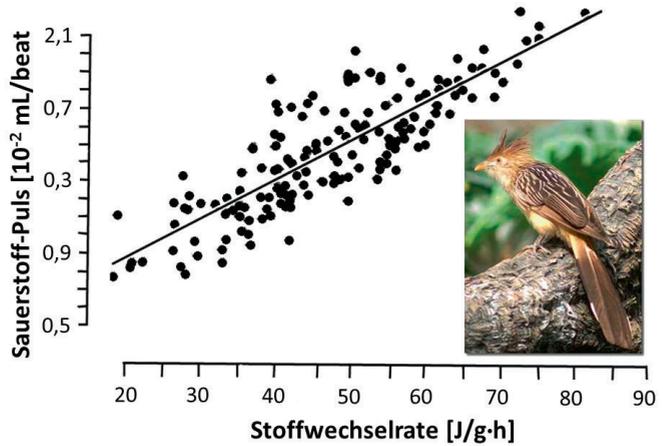


Abb. 17. Die Korrelation von Sauerstoff-Puls und Stoffwechselrate beispielhaft beim Guira-Kuckuck *Guira guira*. Korrelation für SWR 20–80 J/g·h: O_2 -Puls = $0,33 + 0,024$ SWR. – *The correlation between O_2 -pulse and metabolic rate in the Guira Cuckoo *Guira guira*.*

(Korrelationsgleichung s. Abb.) mit einem Maximal-Wert von rund 250/min bei 80 J/g·h. Das bedeutet, dass bei einer Steigerung des Stoffwechsels um 60 J/g·h die Herzfrequenz um etwa 165/min Einheiten erhöht wird; daraus folgt, dass in diesem Regelbereich 1 Herzschlag rund 2 J/g·h äquivalent ist.

Stoffwechselrate und O_2 -Puls korrelieren über den gesamten SWR-Bereich praktisch linear miteinander (Abb. 17): Eine Vervielfachung der Stoffwechselrate (20–80) wird durch eine Erhöhung des O_2 -Pulses um den Faktor von rund 3 bewerkstelligt (Korrelationsgleichung s. Abb.). Der «fehlende Betrag»

muss also durch die Herzfrequenz aufgebracht werden.

Sehr hohe Herzfrequenzwerte (300/min) sind nur mit relativ konstanten, niedrigen, minimalen (?) Schlagvolumina (bezogen auf den O_2 -Puls; s. oben) möglich (Abb. 18). Wird die Herzfrequenz geringer (unter 300/min), wird das Schlagvolumen erhöht (Korrelationsgleichung s. Abb.). Werden die jeweiligen Basiswerte = 1 gesetzt, korrelieren beide Werte erwartungsgemäß ziemlich genau mit 1:1.

Dank. Die untersuchten Kolibris wurden uns von Prof. Dr. Karl-Ludwig Schuchmann, Bonn dankens-

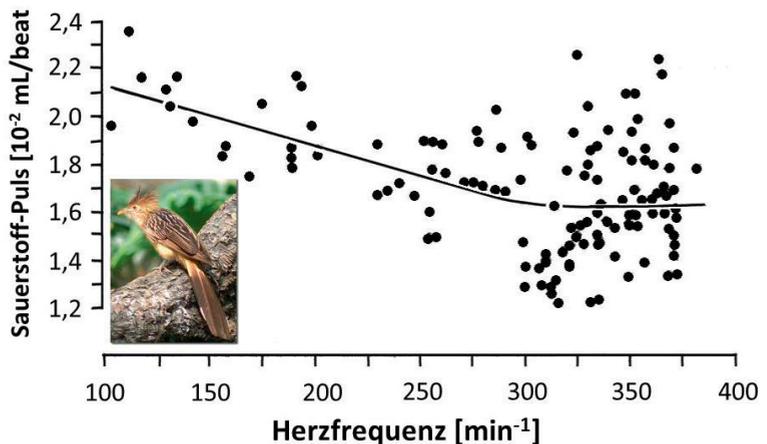


Abb. 18. Die Korrelation von Sauerstoff-Puls und Herzfrequenz beispielhaft beim Guira-Kuckuck *Guira guira*. Korrelation für HF 100–300 pro min: O_2 -Puls = $2,35 - 0,0025$ HF. – *The correlation between O_2 -pulse and heart-frequency in Guira Cuckoo *Guira guira*.*

werterweise zur Verfügung gestellt. Eine gemeinsame, weitergehende Arbeit ist in Vorbereitung.

Zusammenfassung

In der Arbeit werden folgende Aspekte des Vogelherzens vergleichend dargestellt: Generelles zur Morphologie (Herzbau, Arteriensystem, Herzzellen, allometrische Abhängigkeiten), Aspekte der evolutionen und ontogenetischen Entwicklung (Herz- und Carotiden-Embryogenese, Jugendentwicklung der Herzmasse), Funktionsprinzipien (Herz als Blutpumpe, EKG, Herzfrequenz-Telemetrie) sowie Funktionsbeziehungen (Herzmasse, Brustmuskel-Ausbildung, systematische Ordnung, Bewegungsabhängigkeiten, Sauerstoff-Puls, Schlagvolumen).

Literatur

- BEZZEL, E. & R. PRINZINGER (1990): Ornithologie. UTB Große Reihe. Ulmer, Stuttgart.
- BÖGEL, R., E. KARL, R. PRINZINGER & C. WALZER (1998): Die Reaktion der Herzfrequenz auf Sylvesterfeuerwerk bei einem freiliegenden Gänsegeier (*Gyps fulvus*). Ökol. Vögel 20: 321–325.
- DAVIES, F. (1930): The conduction system of the bird's heart. J. Anat. 64: 129–146.
- DIDIO, L. J. A. (1967): Myocardial ultrastructure and electrocardiograms of the hummingbird under normal and experimental conditions. Anat. Rec. 159: 335–351.
- DRINKUTH, N. (2013): Vergleichende Untersuchungen zur Herzleistungsregulation bei Bucerotiformes und einem Vertreter der Cuculiformes unter Berücksichtigung der Nahrungsökologie und des natürlichen Habitats sowie thermoregulatorischer Strategien. Diss. Univ. Frankfurt a.M.
- DROWOWITZ, B. (2012): Vergleichende, physiologische Herzmorphologie bei Vögeln. Dipl.arb. Univ. Frankfurt a.M.
- FARNER, D. S., J. R. KING & K. C. PARKER (1972): Avian Biology. Vol. 2. Academic Press, New York.
- GILBERT, A. B. (1961): The innervation of the renal portal valve of the domestic fowl. J. Anat. 95: 594–598.
- GLENNY, F. H. (1940): A systematic study of the main arteries in the region of the heart-Aves. Aves Part I. Belted kingfisher (*Ceryle alcyon* L.), Green heron (*Butorides virescens virescens* L.), Great blue heron (*Ardea herodias herodias* L.), American bittern (*Botaurus lentiginosus*). Mont. Anat. Rec. 76: 371–380.
- GLENNY, F. H. (1943): A systematic study of the main arteries in the region of the heart. Aves, VI, Trogoniformes, Part I. Auk 60: 235–239.
- GLENNY, F. H. (1955): Modifications of pattern in the aortic arch system of birds and their phylogenetic significance. Proc. U. S. Nat. Mus. 104: 525–531.
- GOODRICH, E. S. (1930): Studies on the structure and development of vertebrates. Macmillan, New York.
- HIRAKOW, R. (1970): Ultrastructural characteristics of the mammalian and sauropsiden heart. Amer. J. Cardiol. 25: 195–203.
- JONES, R. J. & K. JOHANSEN (1972): The blood and vascular system of birds. S. 157–285 in: D. S. FARNER & J. R. KING (eds): Avian Biology. Vol. 2. Academic Press, New York.
- MOORE, E. N. (1965): Experimental electrophysiological studies on avian hearts. Ann. N. Y. Acad. Sci. 127, Art. I: 127–144.
- PATTEN, B. M. (1948): The early embryology of the chick. Blakiston, Philadelphia.
- PODULKA, S., R. W. ROHRBAUGH & R. BONNEY (2004): Handbook of bird biology. Cornell Laboratory of Ornithology, Ithaca.
- PRINZINGER, R., E. SCHLEUCHER & A. PRESSMAR (1992): Langzeittelemetrie der Körpertemperatur mit synchroner Bestimmung des Energiestoffwechsels beim Blaunackenmausvogel (*Urocolius macrourus*) unter Normal- und Lethargiebedingungen (Torpor). J. Ornithol. 133: 446–450.
- PRINZINGER, R., B. HAUBITZ, G. EICHHORN & U. NOTHWANG (2003): Comparative heart mass in Blue-naped Mousebirds (*Urocolius macrourus*) and Speckled Mousebirds (*Colius striatus*). Ostrich 74: 139–140.
- SCHAUB, R. & R. PRINZINGER (1999): Heart rates (long-term telemetry) and energy metabolic rate during the diurnal cycle in normothermic and torpid African blue-naped mousebirds (*Urocolius macrourus*). Comp. Biochem. Physiol. A 124: 439–445.
- SLAUTTERBACK, D. B. (1965): Mitochondria in cardiac muscle cells of the canary and some other birds. J. Cell Biol. 24: 1–21.
- SOMMER, J. R. & E. A. JOHNSON (1969): Cardiac muscle. A comparative ultrastructural study with special reference to frog and chicken hearts. Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat. 98: 437–468.
- SOMMER, J. R. & R. J. STEERE (1969): A propos: Transverse tubules in chicken cardiac muscle. Fed. Proc. Fed. Amer. Soc. Exp. Biol. 28: 328.
- WALZER, C., R. BÖGEL, E. FLUCH, E. KARL, F. SCHÖBER & R. PRINZINGER (1998): Intraabdominal implantation of a multisensor telemetry system in a free-living griffon vulture (*Gyps fulvus*). S. 313–319 in: J. T. LUMEEIII, J. D. REMPLE, O. T. REDIG, M. LIERZ & J. E. COOPER (eds): Raptor biomedicine III, including bibliography of diseases of birds of prey. Zoological Education Network, Lake Worth.