

Stehen der Vögel auf einem Bein: Mechanismen und mögliche Funktionen – eine Übersicht

Reinhold Necker

Necker R: Birds standing on one leg: mechanisms and possible functions – a review. Vogelwarte 48: 43-49.

Many birds stand on one leg when resting on the ground. The leg is positioned in a way which needs not much energy. In long-legged birds the body is far from the ground which may require special adaptations to keeping balance. Snapping mechanisms which serve to “lock” the intertarsal joint when standing are reviewed. Such a mechanism is obviously present in the ostrich which does, however, not stand on one leg. There is so far no convincing evidence that a snapping mechanism exists in long-legged birds which stand on one leg. It seems that normal mechanisms of keeping balance also work in long-legged birds. A recently discovered sense organ of equilibrium in the lumbosacral vertebral canal which controls leg movements may play an important role in standing on one leg. Hiding one foot in the plumage reduces heat loss in a cold environment. However, the foot is not always hidden in the plumage and standing on one leg occurs also in a warm environment, i.e. thermoregulation probably is not the only function of standing on one leg. Another function of standing on one leg may be to avoid muscle fatigue. However, to tuck up one leg means muscle activity and it is not clear whether it saves energy. There is a need for comparing energy (oxygen) consumption when standing on one leg as compared to standing on both legs both as to a thermoregulatory and muscle relaxation function.

✉ RN: Stettiner Str. 3, D-58455 Witten, E-Mail: Reinhold.Necker@t-online.de

1. Einleitung

Wenn Vögel ruhen oder schlafen, dann stehen sie häufig auf einem Bein (Übersichten bei Clark 1973, Stiefel 1979). Dies kann am besten bei langbeinigen Vögeln wie Störchen, Flamingos oder Reiher beobachtet werden, doch zeigen auch kurzbeinige Vögel wie Enten (Abb. 1) oder Tauben und einige Singvögel dieses Verhalten. Stehen auf einem Bein stellt hohe Anforderungen an das Halten des Gleichgewichts. In dieser Übersicht soll dargestellt werden, welche Mechanismen beim Stehen auf einem Bein eine Rolle spielen und welche Funktion dieses Verhalten der Vögel haben könnte.

2. Halten des Gleichgewichts beim Stehen auf beiden Beinen

Ausschließlich zweibeinige Fortbewegung mit den Hinterextremitäten findet sich bei den Vögeln und beim Menschen. Beim Menschen ist der Körper vertikal zu Schwerkraft ausgerichtet und der Schwerpunkt liegt in der Nähe der Ansatzstelle der Beine. Der Körper der Vögel ist mehr horizontal ausgerichtet und der Schwerpunkt liegt vor dem Ansatz der Beine (Abb. 2A). Dies erfordert eine aufwändigere Gleichgewichtsregulierung.

Wenn Vögel auf beiden Beinen stehen, dann werden Kniegelenk und Intertarsalgelenk so gebeugt, dass das Kniegelenk nahe dem Masse-Schwerpunkt liegt und die Zehen und damit der Unterstützungspunkt des Vogels unter dem Schwerpunkt liegen (Abb. 2A), zur Anatomie s. Abb. 2B. Damit wird ein stabiler Stand erreicht.

Wenn Vögel auf beiden Beinen *ruhen*, dann ist der Oberschenkel nahezu horizontal ausgerichtet. Der Antitrochanter der Hüftknochen (Abb. 2B) bildet mit dem Hals des Femurkopfes ein Gelenk, das eine seitliche Auslenkung des Oberschenkels, wie sie beim Stehen auf einem Bein oder in der Standphase des Schreitens auftreten kann, verhindert (Hertel & Campbell 2007). Beim Ruhen begrenzen die Bänder des Hüftgelenks mechanisch eine weitere Beugung des Oberschenkels, d.h. es bedarf keines größeren energetischen Aufwands, diese Position zu halten. Außerdem liegt der Schwerpunkt

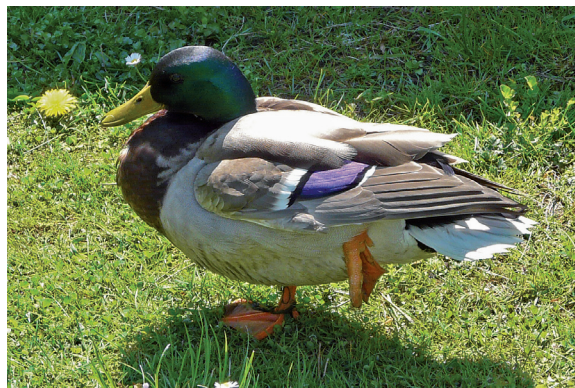


Abb. 1: Beispiel eines kurzbeinigen Vogels, der auf einem Bein steht: Stockente (*Anas platyrhynchos*). – Example of a short-legged bird standing on one leg: Mallard (*Anas platyrhynchos*).
Foto: R. Necker

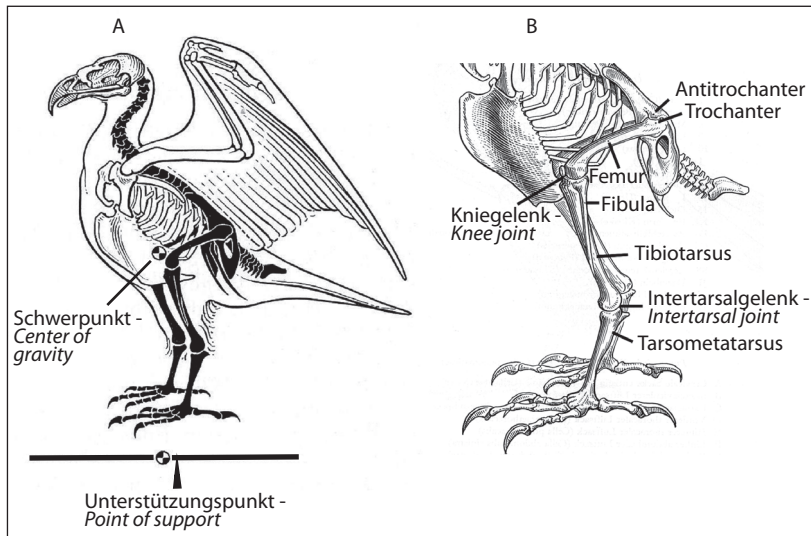


Abb. 2: A Umriss eines Vogels zur Darstellung des Schwerpunkts und des Unterstützungspunkts. B Knochen und Gelenke der Hinterextremität des Vogels. Nach Herzog 1968. – A Outline of a bird showing the center of gravity and the point of support. B Bones and joints of the hindlimb of birds. After Herzog 1968.

nun unterhalb des Kniegelenks, was eine weitere Stabilisierung des Gleichgewichts bedeutet, da der Körper im Kniegelenk aufgehängt erscheint.

3. Stehen auf einem Bein

Ruhen auf einem Bein unterscheidet sich nicht wesentlich vom Ruhen auf beiden Beinen, außer dass jetzt der Fuß des jeweiligen Standbeins unter den Schwerpunkt gesetzt wird (Abb. 3). Dies strapaziert zwar die Seitenbänder, die Knie- und Intertarsalgelenk zusammenhalten (s. Pfeile in Abb. 3), doch diese sind bei Vögeln stark entwickelt (Stolpe 1932).

4. Langbeinige Vögel: gibt es einen Sperr- oder Schnappmechanismus?

Bei den langbeinigen Vögeln (z.B. Störchen, Kranichen, Flamingos) liegt der Körperschwerpunkt weit oberhalb des Untergrunds. Daraus ergibt sich die Frage, ob diese Vögel einen besonderen Mechanismus haben um ein Einknicken bzw. Umkippen zu vermeiden. In den Beinen solcher Vögel wurden tatsächlich Besonderheiten gefunden. Besonders häufig erwähnt wird ein Sperr- oder Schnappmechanismus beim Flamingo. Eine frühe Beschreibung einer Besonderheit im Intertarsalgelenk langbeiniger Vögel findet sich in dem Buch „A familiar history of birds“ (Stanley 1835) aber Einzelheiten werden nicht genannt. Wenig später beschreibt Bell (1847) einen Schnapp-

mechanismus im Intertarsalgelenk des Straußes (*Struthio camelus*): beim Beugen dieses Gelenkes muss das Seitenband über einen seitlichen Höcker an der Gelenkrolle des Tibiotarsus gleiten, der einen Widerstand darstellt, d.h. im gestreckten Zustand ist das Gelenk stabil (Abb. 4). Die Überwindung des Höcker-Widerstands führt nach Bell zu einem “federnden” Gang beim Strauß. Da Strauße nicht auf einem Bein stehen, bietet dieser Mechanismus zunächst keine Erklärung für das Stehen auf einem Bein.

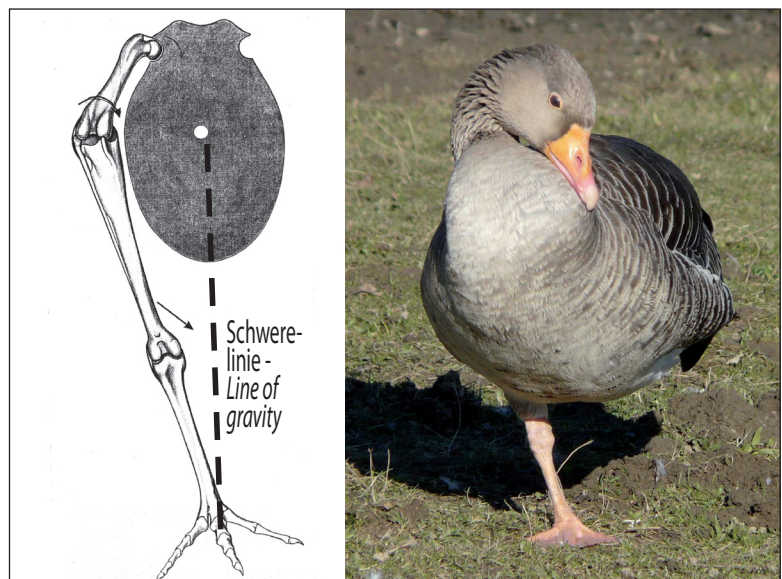


Abb. 3: Stehen auf einem Bein. Links: Schwerpunkt und Schwerelinie (nach Stolpe 1932). Rechts: Eine auf einem Bein stehende Graugans (*Anser anser*). - Standing on one leg. On the left: center and line of gravity of a bird standing on one leg (after Stolpe 1932). On the right: Greylag Goose (*Anser anser*) standing on one leg.

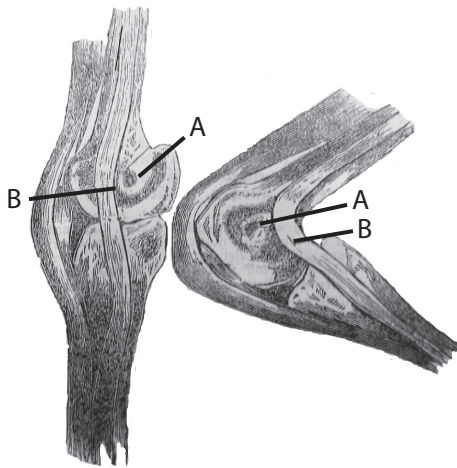


Abb. 4: Schnappmechanismus am Intertarsalgelenk des Straußes (*Struthio camelus*). Im gestreckten Zustand (linke Seite) befindet sich das Seitenband B entspannt in einer Grube hinter einer Erhebung A am Kondylus des Unterschenkels (Tibiotarsus). Beim Beugen (rechte Seite) muss das Seitenband den Widerstand der Erhebung überwinden. Nach Bell (1847). – *Snapping mechanism of the intertarsal joint of the Ostrich (Struthio camelus). In the extended state (on the left) the lateral ligament B rests relaxed in a groove caudal to an elevation A of the condylus of the tibiotarsus. During flexion (on the right) the ligament is stretched when gliding over the elevation and relaxes again in the rostral position. After Bell (1847).*

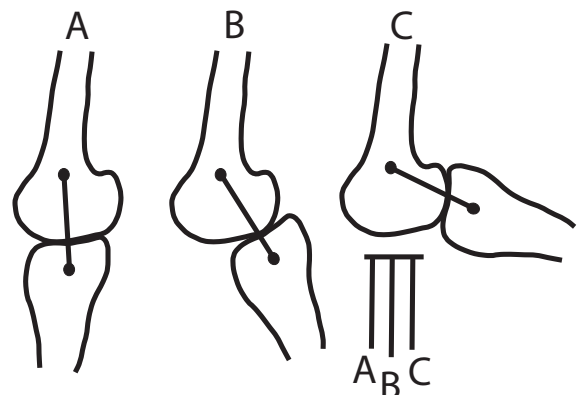
Langer (1859) bestätigt die anatomischen Beobachtungen von Bell (1847) am Strauß, beschreibt aber einen anderen Schnappmechanismus: aufgrund der Geometrie der Gelenkrolle des Tibiotarsus wird das Seitenband des Intertarsalgelenkes beim Beugen an einer bestimmten Stelle gedehnt (Abb. 5), was einen Widerstand gegen die Beugung bedeutet. Langer (1859) argumentiert, dass der Höcker nicht die alleinige Ursache für den federnden Gang sein kann, da Großstrappen, Störche und Flamingos einen ähnlichen Gang wie der Strauß haben sollen

Abb. 5: Die schematische Darstellung zeigt die Dehnung des Seitenbandes des Intertarsalgelenkes des Straußes bei Beugung (von A über B nach C) wie von Langer (1859) beschrieben: aufgrund der Geometrie des Kondylus des Tibiotarsus wird das Seitenband in Stellung B gedehnt. Im Einsatzbild unten rechts wird die Länge des Seitenbandes in den verschiedenen Stellungen maßstabsgerecht verglichen (aus A, B, C kopiert). Schema des Intertarsalgelenkes nach Abb. 4 – *Schemes to show the elongation of the lateral ligament of the intertarsal joint of the ostrich during successive flexion (from A to C) as described by Langer (1859): due to the geometry of the condylus of the tibiotarsus there is an elongation of the lateral ligament at position B. The inset in the lower right shows a comparison of the length of the ligament in the three different positions (copied from A, B, C). Schema of the intertarsal joint redrawn from Fig. 4.*

obwohl bei ihnen der Höcker fehlt. Langer (1859) erwähnt, dass der Schnappmechanismus nach Durchtrennung des Seitenbandes verschwindet, er stellt aber keine Verbindung zwischen diesem Mechanismus und dem Stehen auf einem Bein her.

Im Standardwerk von Stresemann (1934) über die Vögel wird die Untersuchung von Langer (1859) ausführlich zitiert. Stresemann (1934) vergleicht den von Langer beschriebenen Schnappmechanismus mit dem Schnappmechanismus von Taschenmessern. Außerdem ist er der Meinung, dass dieser Mechanismus erklärt, warum langbeinige Vögel problemlos auf einem Bein stehen können. Es scheint, dass spätere Erwähnungen eines Schnapp- oder Sperrmechanismus bei langbeinigen Vögeln (z.B. Herzog 1968; Stiefel 1979) auf Stresemann zurückgehen, allerdings fehlen entsprechende Quellenangaben.

In einer neuen Untersuchung zum Intertarsalgelenk des Straußes (Schaller et al. 2009) wird ein Schnappmechanismus beschrieben, der dem von Bell (1847) beschriebenen ähnelt, allerdings stellt sich die Interaktion von Ligamenten und Knochenstrukturen wesentlich komplizierter dar. Die Strukturen und deren Verhalten bei der Beugung werden sehr detailliert beschrieben und der Schnappmechanismus wird durch quantitative Messungen der beim Beugen auftretenden Kräfte (Drehmomente) abgesichert. Ausgehend von einem gestreckten Zustand (maximal 168° beim Strauß) nimmt bei angespannten Ligamenten der Widerstand gegen die Beugung bis zu einem Winkel von 140° zu und geht dann bei einem Winkel von 115° in Entlastung über ("engage-disengage-mechanism", EDM). Solch ein mechanischer Widerstand gegen die Beugung scheint beim Strauß bei einem auch in Ruhestellung leicht gebeugten Intertarsalgelenk und einer Körpermasse von über 100 kg durchaus sinnvoll zu sein. Ob ein ähnlicher Mechanismus auch bei langbeinigen Vögeln, die auf einem Bein stehen, wirksam ist, könnte durch ähnliche Untersuchungen, wie sie jetzt beim Strauß durchgeführt worden sind, endgültig geklärt werden. Beim Huhn kann-



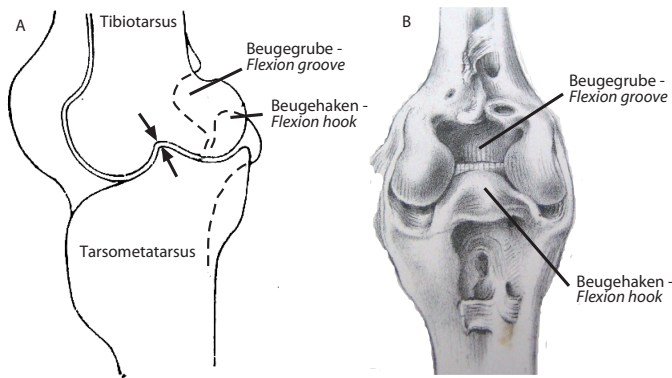


Abb. 6: A lateraler parasagittaler Schnitt durch das Intertarsalgelenk des Flamingos. Die Pfeile zeigen auf eine Spezialisierung, die ein Überstrecken des Gelenks verhindern sollen. Gestrichelte Linien deuten weitere Spezialisierungen an, die in der Mitte des Gelenks gelegen sind (s. auch B; nach Stolpe 1932). B Frontalansicht des Intertarsalgelenks des Flamingo mit Beugehaken und Beugegrube, die eine Rotation des Gelenks verhindern (aus Langer 1859). – A lateral parasagittal section through the intertarsal joint of the flamingo. Arrows point to specializations which are said to prevent overstretching of the joint; dashed lines indicate specializations in the midsagittal plane (see B; after Stolpe 1932). – B Frontal view of the intertarsal joint of the flamingo showing flexion hook and flexion groove which prevent rotation of the joint (from Langer 1859).

te der beim Strauß beschriebene Schnappmechanismus nicht gefunden werden, ein beim Strauß wichtiges Ligament fehlt dem Huhn (Schaller et al. 2009).

Eine Studie zur funktionellen Organisation der Beine der Vögel, die sich auch mit dem Stehen auf einem Bein beschäftigt, stammt von Stolpe (1932), einem Doktoranden von Stresemann (*Anmerkung:* Stresemann hat die Ergebnisse von Stolpe nicht in sein Buch von 1934 aufgenommen, vermutlich weil das Erscheinen von Büchern mitunter mehrere Jahre dauern kann). Abb. 6A zeigt einen seitlichen Schnitt durch das Intertarsalgelenk des Flamingos (*Phoenicopterus ruber*). Im gestreckten Zustand passt ein Fortsatz des Tarsometatarsus in eine Grube des Tibiotarsus. Obwohl das wie ein Sperrmechanismus aussieht, schließt Stolpe, dass hierdurch lediglich ein Überstrecken verhindert wird. Ähnliche Strukturen soll es nach Stolpe (1932) bei Störchen und Kranichen, nicht aber bei Reiher geben.

Stolpe (1932) erwähnt den von Langer (1859) am Strauß beschriebenen Schnappmechanismus, er selbst kann diesen aber weder bei Flamingo, Jungfernkranich oder Purpurreiher finden. Stolpe erwähnt, dass Prof. R. Hesse beim Storch einen Schnappmechanismus gefunden hat, er konnte dies aber mangels eines geeigneten Präparats nicht überprüfen. In diesem Zusammenhang ist interessant, dass Langer (1859) bei einem entzündeten und geschwollenen menschlichen Ellenbogengelenk mit verkürzten Seitenbändern einen Schnappmechanismus gefunden hat, den es unter normalen Bedingungen nicht gibt. Dies wirft die Frage auf, wieweit der Zustand des

Präparats, der in den Arbeiten von Bell (1847) und Langer (1859) nicht beschrieben wird, einen wesentlichen Einfluss auf die Funktion hat. Dieses Problem wird auch von Schaller et al. (2009) erwähnt, nur frische Präparate des Intertarsalgelenks zeigten den Schnappmechanismus. Stolpe (1932) stellt ausdrücklich fest, dass er bei seinen Untersuchungen an Stelzvögeln „ganz frische“ Präparate verwendet hat. Seine Befunde eines fehlenden Schnappmechanismus bei Stelzvögeln sind damit weiterhin als gültig anzusehen. In diesem Zusammenhang ist auch zu bedenken, dass ein Schnappmechanismus beim Schreiten eher hinderlich sein könnte.

Im Unterschied zu Stresemann (1934) folgen Berndt & Meise (1959) in ihrem Werk zur Naturgeschichte der Vögel der Meinung von Stolpe (1932), dass es einen Schnapp- oder Sperrmechanismus nicht gibt und dass ein stabiles und wenig energieaufwändiges Stehen auf einem Bein auch ohne solch einen Mechanismus möglich ist.

Stolpe (1932) beschreibt weitere Besonderheiten bei langbeinigen Vögeln: auf der Vorderseite des Intertarsalgelenks bildet der Tibiotarsus eine Grube und der Tarsometatarsus

einen Haken, die beim Beugen ineinandergreifen und so das Gelenk stabilisieren und Rotationen verhindern (Abb. 6A). Diese Strukturen wurden auch schon von Langer (1859) bei Flamingo (Abb. 6B) und Marabu beobachtet. Mit einem Sperrmechanismus haben diese Besonderheiten allerdings nichts zu tun.

5. Sensorische Kontrolle des Gleichgewichts beim Stehen auf einem Bein

Das Halten des Gleichgewichts wird normalerweise von verschiedenen Sinnessystemen kontrolliert: dem Gleichgewichtsorgan im Innenohr (Labyrinth), Mechanorezeptoren in den Muskeln und Gelenken und dem Sehsystem. Bei den Vögeln gibt es ein erst kürzlich entdecktes zusätzliches Gleichgewichtsorgan im Rückenmark und zwar dort, wo die Beine ansetzen (Abb. 7; Necker 2006). Dieses Organ besteht aus Bogengängen, die denen im Innenohr ähneln, ausgelagerten mechanosensitiven Nervenzellen (akzessorische Loben) und weiten, flüssigkeitsgefüllten Räumen. Bei Drehbewegungen des Körpers drückt die Flüssigkeit aufgrund ihrer Trägheit auf die akzessorischen Loben und reizt die Nervenzellen mechanisch. Dieses Sinnesorgan wirkt direkt auf das motorische System der Beine und erlaubt deshalb rasche Korrekturen der Beinhaltung. Da es Hinweise gibt, dass das Gleichgewichtsorgan im Innenohr zwar beim Fliegen eine wichtige Rolle spielt, bei der Bewegung auf dem Boden aber kaum aktiv ist (Bilo & Bilo 1978), kann davon ausgegangen werden, dass das

Gleichgewichtsorgan im Rückenmark beim Stehen auf einem Bein eine wichtige Rolle spielt, zumal im Schlaf auch das Sehsystem ausgeschaltet ist.

6. Zur Funktion des Stehens auf einem Bein

Es gibt viele Spekulationen aber kaum experimentelle Untersuchungen oder quantitative Verhaltensbeobachtungen, warum Vögel (vor allem Flamingos) auf einem Bein stehen. Eine Sammlung von Deutungen zum Verhalten der Flamingos findet sich in Flamingo file (1991). Neben den unten näher beschriebenen Funktionen werden folgende Interpretationen angeboten: im angezogenen Bein kann das Blut leichter in den Körper zurückfließen (könnte für langbeinige Vögel zutreffen); auf einem Bein stehende Flamingos können sich leichter in den Wind drehen (dem widersprechen Anderson & Williams 2009 und die anatomischen Besonderheiten, s.o.); Schutz vor Räubern durch die Auflösung der normalen Körperkontur (offensichtlich Spekulation); eine Hälfte des Gehirns schläft (wenn im Schlaf auf einem Bein beide Augen geschlossen sind, schläft auch das ganze Gehirn; s. Rattenborg 1999). Hier soll auf zwei mögliche Funktionen näher eingegangen werden, die physiologischen Kriterien standhalten und für alle auf einem Bein stehenden Vögel zutreffen könnten.

6.1 Thermoregulatorische Funktion

Schlafhaltungen vieler Vögel einschließlich Schlafen auf einem Bein werden ausführlich von Stiefel (1979) beschrieben. Wenn Vögel auf einem Bein stehend schlafen, dann ruht der Kopf meistens auf dem Rücken, wobei er entweder über dem Standbein oder über dem Schwerpunkt positioniert wird (Abb. 8A). Dies unterstützt ein stabiles Gleichgewicht. Das andere Bein wird meist unter den Flügel gezogen. Damit werden nichtbefiederte Teile des Körpers (Schnabel, Lauf und Zehen) im wärmenden Gefieder versteckt. Aus thermoregulatorischer Sicht dienen die Beine der warmblütigen Vögel dem Wärmeaustausch (Steen & Steen 1965, Dawson & Whitow 2000). In warmer Umgebung wird überschüssige Wärme zur Stabilisierung der Körpertemperatur hauptsächlich über die Beine abgeführt. In kalter Umgebung wird die Blutzufuhr zu den Beinen gedrosselt, und ein Gegenstromprinzip sorgt dafür, dass der Körper nicht auskühlt: Arterien und Venen, die die Beine versorgen, liegen dicht beieinander, so dass das kalte venöse Blut aus der Peripherie durch das körperwarme Blut der Arterien erwärmt wird, bevor es in den Körper eintritt (Kahl 1963, Midtgård 1989). Dies bedeutet, dass der Wärmeverlust über die Beine in der Kälte auch ohne das Verstecken eines Beines im Gefieder relativ gering ist (10% bei -10°C nach Steen & Steen 1965).

In einer neuen Untersuchung (Anderson & Williams 2009) wurden quantitative Beobachtungen an Flamingos gemacht. Dabei zeigte sich, dass im Wasser stehende Flamingos häufiger auf einem Bein ruhen als an Land. Au-

ßerdem trat das Stehen auf einem Bein an Land bei kühleren Außentemperaturen häufiger auf als bei wärmeren Temperaturen. Diese Beobachtungen sprechen für eine thermoregulatorische Funktion des Stehens auf einem Bein. Zur Bestätigung der thermoregulatorischen Funktion im Sinne einer Energieeinsparung wäre es wichtig, quantitative Messungen der Energiebilanz, z.B. durch Ermittlung des Sauerstoffverbrauchs, durchzuführen.

Stehen auf einem Bein bedeutet aber nicht immer Inaktivität. Häufig betreiben auf einem Bein stehende Vögel intensives Putzen des Gefieders (Abb. 8C) und auch Futteraufnahme oder aggressives Verhalten, z.B. in einer Gruppe Flamingos. Weiterhin kann man bei langbeinigen Vögeln beobachten, dass ein Bein nur teilweise angehoben wird (Abb. 8B), was eine thermoregulatorische Funktion ausschließt. Gegen eine *alleinige* thermoregulatorische Funktion spricht auch, dass Stehen auf einem Bein auch an warmen Tagen zu beobachten ist.

6.2 Entlastung der Muskulatur eines Beines

Menschen verlagern bei längerem Stehen häufig das Gewicht auf ein Bein und entlasten damit die Muskulatur

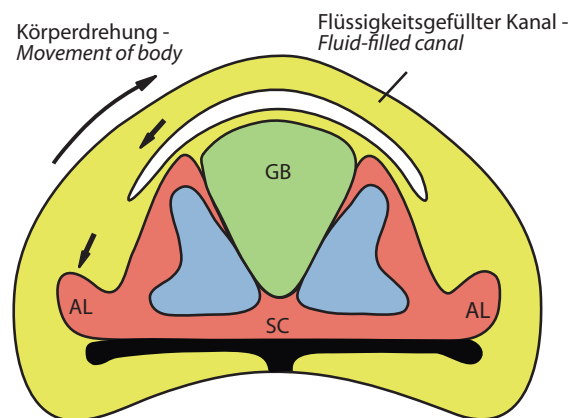


Abb. 7: Modell des lumbosacralen Gleichgewichtsorgans der Vögel (Querschnitt durch die lumbosacrale Wirbelsäule). Drehung des Körpers nach rechts (s. Pfeil) führen zu einer Bewegung der Flüssigkeit, die das Rückenmark (SC - spinal cord) umgibt, aufgrund ihrer Trägheit in die entgegengesetzte Richtung (s. Pfeile). Diese Flüssigkeitsbewegung stimuliert mechano-sensitive Nervenzellen, die in sogenannten akzessorischen Loben (AL) liegen. Diese Neurone sind mit dem motorischen System der Beine und mit dem Kleinhirn verbunden. GB - der für diesen Rückenmarksbereich der Vögel typische Glykogenkörper. Nach Necker 2006. - *Model of the lumbosacral sense organ of equilibrium (cross section of the avian lumbosacral vertebral canal): Rotation of the body to the right (see arrow) result in movements of cerebrospinal fluid surrounding the spinal cord (SC) in the opposite direction due to inertia (see arrows). The fluid movements stimulate mechano-sensitive neurons located in accessory lobes (AL). These neurons are connected to the hindlimb motor system and to the cerebellum. GB - glycogen body as a typical part of the avian lumbosacral spinal cord. After Necker 2006.*

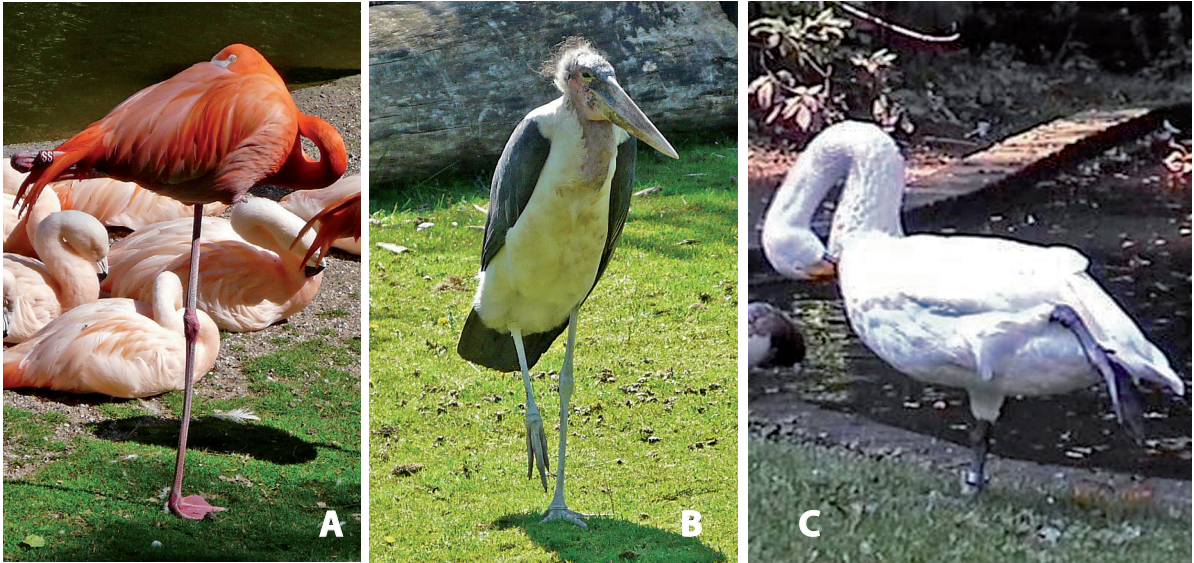


Abb. 8: A Ein auf einem Bein schlafender Flamingo (*Phoenicopterus ruber*). B Ein Marabu (*Leptoptilos crumeniferus*), der ein Bein angezogen hat ohne es im Gefieder zu verstecken. C Ein Singschwan (*Cygnus cygnus*), der intensiv mit Gefieder putzen beschäftigt ist und dabei ein Bein nach hinten streckt. - A Flamingo (*Phoenicopterus ruber*), sleeping on one leg. B Marabu (*Leptoptilos crumeniferus*), resting on one leg without hiding the other leg in the plumage. C Whooper Swan (*Cygnus cygnus*), preening intensely while standing on one foot; note that the other leg is stretched backwards. Fotos: R. Necker

des anderen Beines. Clark (1973) mutmaßt, dass das Stehen auf einem Bein bei den Vögeln eine ähnliche Funktion haben könnte. Das Anziehen eines Beines an den Körper ist wie das Stehen mit Muskelaktivität verbunden. Für eine Entlastung der Muskulatur gibt es aber bis jetzt, wie schon Clark (1973) anmerkt, keine strukturellen (z.B. ein Einrastmechanismus im Gelenkbereich) oder physiologischen Belege (z.B. eine wenig Energie verbrauchende Haltemuskulatur). In diesem Zusammenhang ist eine eigene Beobachtung an einer Nilgans (*Alopochen aegyptiacus*) interessant, deren angezogenes Bein bei zunächst geöffneten Augen absank und dann immer wieder angezogen wurde. Nach Schließen der Augen wurde das Bein dann aber bleibend ins Gefieder gezogen.

Der Frage der Entlastung der Muskulatur versuchten Anderson & Williams (2009) durch quantitative Beobachtungen zu klären, wobei die Latenzzeit bis zum Start einer Vorwärtsbewegung bei Flamingos gemessen wurde. Postuliert wurde dabei, dass eine entlastete Muskulatur rascher reagieren müsste. Es zeigte sich aber, dass eine Vorwärtsbewegung beim Stand auf zwei Beinen rascher erfolgte als beim Stand auf einem Bein. Die Autoren schließen daraus, dass das Stehen auf einem Bein überwiegend thermoregulatorische Funktionen hat (s.o.). Um herauszufinden, ob das Stehen auf einem Bein eine Entlastung der Muskulatur bedeutet, müsste auch hier, wie bei der thermoregulatorischen Funktion, der Sauerstoffverbrauch gemessen und beim Stehen auf einem Bein mit dem beim Stehen auf beiden Beinen verglichen werden.

7. Zusammenfassung

Viele Vögel ruhen auf einem Bein ohne erkennbare Spezialisierungen. Das Bein wird so positioniert, dass der Körper auch ohne besonderen Energieaufwand stabil steht. Bei langbeinigen Vögeln sind Sperr- oder Schnappmechanismen beschrieben worden, die das Intertarsalgelenk zwischen Unterschenkel und Lauf beim Stehen auf einem Bein am Einknicken hindern sollen. Beim Strauß (*Struthio camelus*) scheint ein Schnappmechanismus tatsächlich zu existieren, allerdings steht der Strauß nie auf einem Bein. Für ein Vorkommen solcher Mechanismen bei Stelzvögeln, die auf einem Bein stehen, gibt es bisher keine Belege. Beim Stehen auf einem Bein könnte ein kürzlich entdecktes zusätzliches Gleichgewichtsorgan im Beckenbereich der Wirbelsäule eine wichtige Rolle spielen, da es im Bereich der Beine direkt auf die Beinmotorik wirkt. Eine thermoregulatorische Funktion des Stehens auf einem Bein steht mit den thermoregulatorischen Eigenschaften der Beine in Einklang. Das Verbergen eines Beines im Gefieder reduziert die Wärmeabgabe in kalter Umgebung und trägt damit zur Konstanthaltung der Körpertemperatur bei. Eine thermoregulatorische Funktion scheint allerdings nicht die alleinige Funktion des Stehens auf einem Bein zu sein, da das Bein nicht immer im Gefieder versteckt wird und die Vögel auch in warmer Umgebung auf einem Bein stehen. Eine weitere Möglichkeit, die diskutiert wird, ist eine Entlastung der Muskulatur durch das Stehen auf einem Bein. Da das Anziehen des Beines aber mit Muskelaktivität verbunden ist, wäre es wichtig, den Energieverbrauch beim Stehen auf einem Bein, mit dem beim Stehen auf beiden Beinen zu vergleichen. Das gleiche gilt für die thermoregulatorische Funktion. Solche Messungen, die Klarheit über die Bedeutung des Stehens auf einem Bein schaffen könnten, fehlen bisher.

8. Literatur

- Anderson MJ & Williams SA 2009: Why do flamingos stand on one leg? *Zoo Biology* 28. DOI 10.1002/zoo20266.
- Bell C 1847: Die Hand und ihre Eigenschaften (translated from the English by F. Kottenkamp; original: The hand, its mechanism and vital endowment as evincing design). Expedition der Wochenbände, Stuttgart.
- Berndt R & Meise W 1959: Naturgeschichte der Vögel. Bd. 1. Allgemeine Vogelkunde. Kosmos, Stuttgart.
- Bilo D & Bilo A 1978: Wind stimuli control vestibular and optokinetic reflexes in the pigeon. *Naturwissenschaften* 65: 161-162.
- Clark GA 1973: Unipedal postures in birds. *Bird Banding* 44: 22-26.
- Dawson WR & Whittow GC 2000: Regulation of body temperature. In: Whittow GC (ed.) *Sturkies's Avian Physiology*: 343-390. Academic Press, San Diego.
- Flamingo file (1991): *New Scientist* Nr. 1782 vom 17. August 1991, Letters: Flamingo file. URL: <http://www.newscientist.com/search?doSearch=true&query=Flamingo+file>.
- Hertel F & Campbell KE, Jr. 2007: The antitrochanter of birds: form and function in balance. *Auk* 124: 789-805.
- Herzog, K 1968: Anatomie und Flugbiologie der Vögel. Fischer, Stuttgart.
- Kahl MP, Jr 1963: Thermoregulation in the wood stork, with special reference to the role of the legs. *Physiol. Zool.* 36: 141-151.
- Langer K 1859: Über die Fußgelenke der Vögel. Zweiter Bericht. Zur vergleichenden Anatomie und Mechanik der Gelenke. Denkschriften der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse. Band 16: 93-130 (4 Tafeln).
- Midtgård U 1989: Circulatory adaptations to cold in birds. In: Bech C & Reinertsen RE (ed.) *Physiology of Cold Adaptations in Birds*: pp 211-222. Plenum, New York.
- Necker R 2006: Specializations in the lumbosacral vertebral canal and spinal cord of birds: evidence of a function as a sense organ which is involved in the control of walking. *J. Comp. Physiol. A* 192: 439-448.
- Rattenborg NC 1999: Half-awake to the risk of predation. *Nature* 397: 397-398.
- Schaller NU, Herkner B, Villa R & Aerts P 2009: The intertarsal joint of the ostrich (*Struthio camelus*): anatomical examination and function of passive structures in locomotion. *J. Anat.* 214: 830-847.
- Stanley, E 1835: A familiar history of birds. Their nature, habits, and instincts. Parker, London.
- Steen I & Steen JB 1965: The importance of the legs in the thermoregulation of birds. *Acta physiol. scand.* 63: 285-291.
- Stiefel, A 1979: Ruhe und Schlaf bei Vögeln. Neue Brehm-Bücherei. Ziemsen, Wittenberg.
- Stolpe M 1932: Physiologisch-anatomische Untersuchungen über die hintere Extremität der Vögel. *J. Ornithol.* 80: 161-247.
- Stresemann E 1934: *Sauropsida: Aves*. Kükenthal W & Krumbach Th (Hrsg) *Handbuch der Zoologie*. Band 7, 2. Hälfte. Gruyter, Berlin.