

BILDİRCİNLARDA (*Coturnix coturnix japonica*) EMBRİYO METABOLİZMASI

Embryonic Metabolism of Quail (*Coturnix coturnix japonica*)

Mahmut BALKAN¹
Recep KARAKAŞ²

Özet

Prekosal kuşlar sınıfına giren bildircin embriyolarının, 37,5 - 37,8 °C sabit sıcaklık ve %60 - %85 oransal nem koşullarındaki kuluçka boyunca gösterdikleri oksijen tüketimi ölçülmüştür.

Kuluçka sırasında, embriyonun önce günden güne artan miktarda oksijen tükettiği ve bu, tüketimin yaklaşık olarak aynı düzeyde kaldığı, hatta azaldığı duraklama evresine kadar sürmüştür. Duraklama evresi 13. - 16. günler arasında (toplam kuluçka süresinin %76 - %94'ü) görüldü. Oksijen tüketim oranı daha sonra yeniden yükselmiş ve çıkışın hemen öncesinde en yüksek düzeyine ulaşmıştır.

Embriyo gelişimi boyunca kullanılan toplam enerji 26,38 kJ olarak hesaplanmıştır. Bu değer, yumurta taze kütlelerinin her gramı için 113,3 ml oksijene karşılık gelmektedir.

Anahtar Kelimeler: *Coturnix coturnix*, metabolizma, yumurta, prekosal, Diyarbakır

Abstract

Oxygen consumption of eggs of quail which is belong to precocial groupe, were measured during artificial incubation at 37.5 - 37.8 °C constant temperature and 60% - 85% relative humidity.

During incubation, the embryo consumes at first more oxygen from day to day until a plateau phase in which the oxygen consumption remains more or less constant, even declines. The plateau phase takes place at 13. to 16. days (76%

¹ Dr.; Dicle Üniversitesi, Tıp Fakültesi, Tıbbi Biyoloji Genetik Anabilim Dalı, 21280 Diyarbakır, mahbal@dicle.edu.tr

² Yrd.Doç.Dr.; Dicle Üniversitesi, Fen-Edebiyat Fakültesi, Biyoloji Bölümü, 21280 Diyarbakır, rkarakas@dicle.edu.tr

to 94% of total incubation period). Rate of oxygen consumption then increases again to a maximum just prior to hatching.

Total energy requirement during embryonic development was calculated as 26.38 kJ, corresponding to 113.3 ml oxygen per gram of initial egg mass.

Key words: *Coturnix coturnix*, metabolism, egg, precocial, Diyarbakır

Giriş

Embriyogenez, ontogenez ve erişkinlik dönemleri, kuşların yaşamında üç ana aşamayı oluşturur (1). Yaşamın temel işlevi olan *metabolizmanın* anlaşılması, bu dönemlerin her birindeki gelişimin izlenebilmesi için önemli ipuçları sağlar.

Kuş embriyolarının gelişimi sırasında oluşan bütün fizyolojik süreçler, kesin sınırlarla çevrili bir sistem durumundaki *yumurta* içinde gerçekleşir. Sert bir kabukla çevrili olan yumurta, dışarıdan herhangi bir besin almadığı gibi, dış ortama hiçbir atık da vermez. Bu yüzden, embriyo gelişimi için gerekli enerjinin kaynağını oluşturan maddelerin, daha oluşum sırasında, yumurta içinde yer alması gerekir. Metabolizma sonucu ortaya çıkan katı ve sıvı ürünler de yavrunun çıkışına dek yumurta içerisinde kalmak zorundadır. Yumurta, kabuğu üzerinde yer alan binlerce mikroskobik gözenek aracılığıyla, gazlara karşı geçirgendir (2). Solunum için gerekli olan oksijen difüzyon yoluyla yumurta içine geçerken, oluşan karbondioksit ve su dışarı çıkar.

Embriyonun solunumu sırasında kullanılan oksijen, doğrudan enerjiye dönüşür (3). Bu nedenle, embriyogenez sırasında tüketilen oksijen miktarı ölçülerek, söz konusu dönemdeki metabolik olaylara ilişkin yorumlar yapılabilir.

Özellikle kuşlarda embriyo ve yavru gelişimi sırasında göze çarpan kimi temel farklılıklar, bu hayvanların belli başlı iki ayrı *gelişim çeşidi* içinde ele alınmalarını gerektirmiştir: *Prekosal* türlerde yavrular, oldukça gelişmiş durumda, örneğin gözleri ve kulakları açık olarak dünyaya gelirler. Buna karşılık *altrisiyal* türlerde, yumurtadan yeni çıkmış yavrular böylesine bağımsız ve devingen olmayıp genel bir fizyolojik “azgelişmişlik” durumu gösterirler.

Genel olarak bütün kuş türlerinde metabolizma, embriyo kütleindeki artışa koşut bir artış gösterir (1,4,5). Ancak, embriyo gelişimi boyunca metabolizmanın seyri konusunda, kimi araştırmacılara göre (örn. 3,5,6,7,8,9), altrisiyal ve prekosal kuş türleri arasında belli bir fark bulunmaktadır. Buna göre, altrisiyal türlerde embriyo metabolizması, yavrunun yumurtadan çıkışına dek sürekli bir eksponansiyel artış gösterirken; prekosal türlerde toplam kuluçka süresinin yaklaşık %70 - %80’lik ilk bölümündeki sürekli artışı, oksijen

tüketiminin belli bir düzeyde kaldığı, hatta azaldığı bir *duraklama* evresi izler. Duraklamanın ardından, yumurtadan çıkışın hemen öncesinde, metabolizmanın yeniden, ani bir biçimde yükseldiği gözlenir.

Diyarbakır'da yaşayan bıldırcınlarda, embriyo gelişimi sırasında metabolizmanın nasıl bir seyir izlediğinin anlaşılması, bir yandan genelleyici gelişim modellerinin oluşturulabilmesi için gerek duyulan verilere katkı sağlayacak; bir yandan da, ekolojik formların embriyo metabolizmasını ne ölçüde ve ne yönde etkileyebileceğinin ortaya konmasına yardımcı olacaktır.

Materyal ve Metod

Diyarbakır'da, özel bir üretim istasyonunda yetiştirilen bıldırcın yumurtaları çalışma materyali olarak kullanılmıştır. Çalışma sırasında, folluklardan toplanan yumurtalar laboratuvara getirilerek temizlenmiştir. Çatlak ya da çok kirli olanlar ayıklandıktan sonra geriye kalan 160 yumurta numaralandırılmıştır. 1:20 mm duyarlılıktaki bir kompas yardımıyla boyutları ölçülüp 1 mg hassaslık düzeyinde ölçüm yapabilen elektrikli bir terazide tartıldıktan sonra kuluçka dolabına alınmıştır. Kuluçka dolabında sıcaklık 37,5 - 37,8 °C; oransal nem ise, kuluçkalıkta %60 - %85, çıkış bölümünde %80 - %95 dolayında tutulmuştur. Çıkış bölümüne kuluçkanın 16. - 17. günündeki yumurtalar aktarılmıştır. Günlük kütle kaybının anlaşılması için, yumurtalar yaklaşık 24 saatlik aralıklarla tartılmıştır.

Embriyo metabolizmasının belirlenmesi için, ilke olarak modifiye edilmiş SCHOLANDER *respirometresinden* yararlanılmıştır. (örn. 4). Ölçüm sırasında, 2. günden itibaren yumurtalar bir transluminatör aracılığıyla canlılık kontrolüne tabi tutulmuş olup, içinde embriyo gözlenen 125 yumurtadan 105'inde kuluçka sonuna kadar ölçüm yapılmıştır. Ölçüm esnasında, solunum sonucu çıkan karbondioksit ve su buharının tutulması için yumurtanın içine konduğu ölçüm odacığına *sodyum karbonat* (Na_2CO_3) konmuştur. Her bir yumurta için bir ölçüm odacığı olacak şekilde toplam 6 odacık kullanılmıştır. Yumurtaların 2. günden itibaren, yumurta kütlelerinin her gramı için bir saatte tükettikleri oksijen miktarı oksijen respirometre ile ölçülmüştür.

Bıldırcında embriyogenez boyunca tüketilen oksijen hacminin belirlenmesi için, ölçümler sonucu elde edilen, kuluçkanın 2.-17. günlerine ilişkin ortalama göreceli tüketim değerleri toplandı. Ancak, görece düşük bir tutarı ifade etse de, kuluçkanın ilk iki günlük —ölçülemeyen— oksijen tüketiminin hesaba katılması gerekir. Bunun için, kuluçkanın özellikle ilk 13 günündeki düzenli artışı en iyi betimleyen eksponansiyel bağıntıdan yararlanılmıştır (**Şekil 1**). Bu yolla,

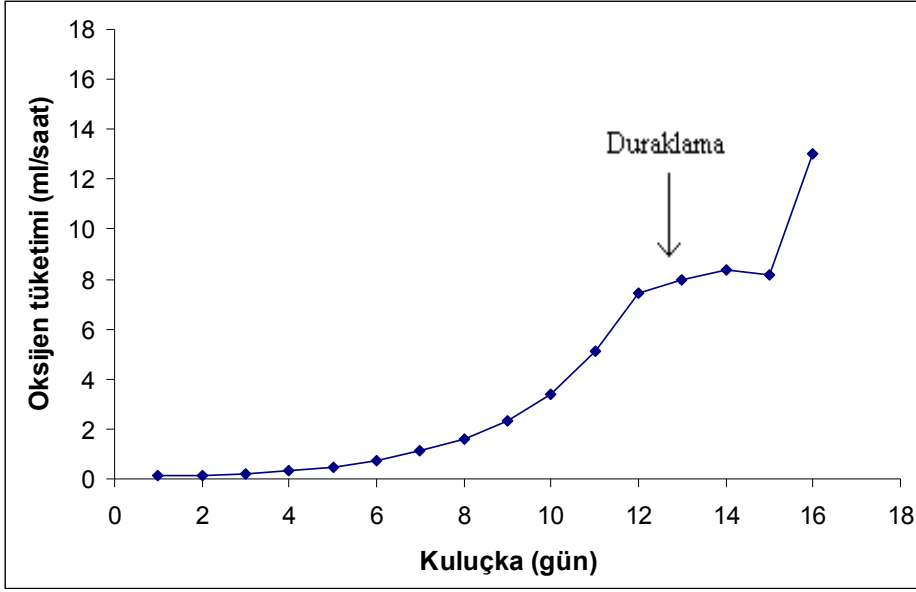
toplam enerji dönüşümüne ilişkin olarak saptanan ve literatürden elde edilen kimi değerler toplu olarak gösterilmiştir (**Çizelge 1**).

Ölçüm süresi, tüketilen oksijen hacmi ve yumurta kütesinden oluşan ham veriler kullanılarak, bir gramlık kütle için bir saatte tüketilen oksijen hacmi hesaplanmıştır. Hesaplamalar sırasında, solunumda kullanılan 1 litre oksijenin enerji eşdeğeri olarak 19,88 kJ (3) kullanılmıştır. Enerji birimi dönüşümlerinde ise, 1 kcal = 4,1868 kJ değeri esas alınmıştır.

Bulgular

Çalışmada embriyo metabolizması ölçümü yapılan 105 yumurtanın ebatları ve ağırlıkları dikkate alınarak ortalama değerler elde edilmiştir. Buna göre; 31,57 * 25,72 mm boyutlarındaki tipik bir yumurtanın taze kütesi ortalama olarak 11,7 (± 1,43) g; normal kuluçka süresi ise 17 gün dolayındadır.

Metabolizma ölçümü yapılan bildircin embriyolarının, kuluçkanın her bir gününde, ait oldukları yumurta kütesinin her gramı için bir saatte tükettikleri belirlenen oksijen hacmi ölçülmüştür. Bu verilerden elde edilen ortalama değerler, embriyo metabolizmasının kuluçka süresince nasıl seyrettiğini açıkça ortaya koymaktadır. Kuluçkanın 2. gününden itibaren ölçülebilir niceliklere ulaşan oksijen tüketimi, 13. güne dek çok net bir üssel artış gösterdi. Bu artış, yaklaşık olarak 13. ile 16. günler arasında yavaşladı. Ancak, 16. günden itibaren yeniden hızlı bir yükselme gösteren embriyo metabolizması, yumurtadan çıkışın gerçekleştiği 17. günde en yüksek değerine ulaşmıştır (**Şekil 1**).



Şekil 1: Bıldırcın embriyolarında kuluçka süresince saptanan oksijen tüketimi değerleri
 $V_{O_2} = 0,498 - (0,1736 * T)(T=1,2,...13)$
 V_{O_2} = Oksijen tüketimi; T = Kuluçka (gün)

Bıldırcın embriyo metabolizması için bu çalışmada *saptanan* ve daha önceki çalışmalarda *gözlenen* değerler çizelge 1'de verilmiştir.

Çizelge 1: Bildircin embriyo metabolizmasında bu çalışmada *saptanan* ve daha önceki çalışmalarda *gözlenen* değerler

	Saptanan değer*	Literatürde gözlenen değer	Kaynak
Preinternalpiping Vo ₂ [ml O ₂ /gün]	183,4±80(105)	184,2 182	9 5
Mutlak toplam oksijen tüketimi [ml]	1326	1391	9,5
Mutlak toplam enerji eşdeğeri [kJ]	26,38	27,6	9,5
Görece toplam oksijen tüketimi [ml/g]	113,3	115,9	9,5
Görece toplam enerji eşdeğeri [kJ/g]	2,25	2,30	9,5

* Ortalama ± Standart sapma (Örnek sayısı)

Tartışma

Metabolizmanın Seyri ve Oksijen Tüketimi

Bildircin embriyo metabolizması, prekossyal türler için betimlenmiş olan, ya da genel olarak bütün kuşlar için geçerli olduğu savunulan modele uygunluk gösterdi. Söz konusu modele göre, kuluçkanın ilk döneminde izlenen düzenli metabolizma artışının ardından belirgin bir duraklama dönemi gelmektedir.

Bildircin embriyo metabolizmasında, kuluçkanın ilk dönemindeki düzenli artışı izleyen *duraklama* evresi son derece belirgindir. Ancak, belli bir başlangıcı ve bitimi bulunmayan ve tür içinde büyük değişiklikler gösterebilen bu dönemin kesin sınırlarını çizmek oldukça güçtür (10,11). Bu güçlük, bildircinde saptanan metabolizma gelişim yolunda da kendini göstermiştir.

Bütün kuşlarda kuluçka süresinin yaklaşık %60 - %70 (1) ya da %80 - %90'lık (12) bölümünde görüldüğü belirtilen metabolizma duraklaması döneminin *düzeyi ve süresi* altrisiyal ve prekossyal türlerde belirgin farklılıklar gösterir (11). Genel olarak kuşlarda, embriyo metabolizmasındaki duraklama, toplam kuluçka süresi içinde yaklaşık %11,1 kadar yer tutarken; prekossyal türlerde (toplam kuluçka süresinin %17,6 - %18,3 kadarı) altrisiyal türlerdekinden (%8,9 - %9,1) göreceli olarak daha uzun sürer (11,12,13). Bildircinde bu süre yaklaşık 3 gün (toplam kuluçka süresinin %18'i) sürmüştür.

Metabolizmanın, duraklama döneminin bitiminde, —IP-den ötürü (IP = Internal pipping; embryonun gagasının yumurtanın iç zarını delip hava odacığına ulaşması)— yeniden yükselmeye başlamadan hemen önceki değeri, *pre-IP metabolizması* adını alır (6,7,14).

Genel olarak bütün kuşlarda, birbirine oldukça yakın olduğu gözlenen pre-IP metabolizması değerlerinin (1969 ± 794 J/g); altrisiyal türlerde (1891 ± 439 J/g), prekosal türlerdekenden (2175 ± 515 J/g) yaklaşık %30 - %35 daha düşük seyrettiği hesaplanmıştır (12,13,11). Çalışmamızda bıldırcın embriyolarında elde ettiğimiz pre-IP metabolizma oranının (2250 ± 80 J/g) hem bu modele hem de literatürdeki verilere (5,9) uygunluk gösterdiği belirlenmiştir.

Karyoallantoyis solunumu, yumurta kabuğu üzerindeki gözeneklerden giren oksijenin diffüzyonuyla sınırlıdır. Bu yolla birim zamanda alınabilecek belli miktardaki oksijen, bir süreden sonra, gelişmekte olan embriyo için artık yetersiz gelmeye başlar (15). Örneğin tavukta, yumurta hava odacığındaki oksijenin kısmî basıncı, kuluçkanın onuncu gününde yaklaşık 140 mm Hg iken, bu dönemde yaklaşık 100 mm Hg düzeyine düşer; buna karşılık karbondioksitin kısmî basıncı, aynı süre içinde yaklaşık 13 mm Hg'dan 40 mm Hg'ya yükselir (16). Böylece, karyoallantoyisin solunum kapasitesine bağlı olarak metabolizma duraklar.

Yumurtada yüzey/hacim oranı göz önünde bulundurulduğunda, söz konusu oksijen yetmezliğinin hangi zamanda ortaya çıkacağını, yumurtanın boyutuyla ilişkili olduğu, dolayısıyla bütün yumurtalarda aynı gelişim anına rastlamayacağı söylenebilir. Görece daha büyük yumurtalarda, küçük boyutlu yumurtalara oranla daha erken bir dönemde oksijen yetersizliğinin başgöstermesi beklenir.

Bıldırcın embriyolarında, duraklama döneminin özellikle ikinci yarısında metabolizmanın “duraklamak”tan öte, belli bir oranda *azalması* dikkat çekicidir. Aynı geçici azalmanın, örneğin yaşlı kuğu (*Cygnus atratus*) (17), Afrika devekuşu (*Struthio camelus*) (14,17), Amerika devekuşu (*Rhea americana*) ile koşucu devekuşu (*Dromaeus novaehollandiae*) (6) gibi iri yapılı kuş türlerinde iyice belirgin olarak karşımıza çıkması, büyük kuş türlerinin, görece daha büyük olan yumurtalarında görece daha uzun ve —oksijen gereksiniminin karşılanması açısından— daha “zorlu” bir duraklama dönemi olasılığını düşündürmektedir.

Yumurta içindeki oksijenin yetersizliğine bağlı olarak karbondioksitin kısmî basıncında ortaya çıkan artışın, —hormonal etkenlerin yanısıra— yavrunun, hava odacığına ulaşmak üzere yumurta iç zarını gagalayarak delmesini (IP) ve böylece akciğer solunumunun başlamasını sağlayan uyarıyı oluşturduğu sanılmaktadır (16).

Gerçek anlamda prekosal olan Megapodiidae ailesi türlerinde, diğer kuşlardakinden oldukça farklı bir yumurtadan çıkış süreci gözlenir. Bu kuşlarda IP yoktur ve akciğer solunumu ancak, yavrunun —yumurta kabuğunu gagasıyla değil, ayakları yardımıyla kırarak— yumurtadan çıkmasından sonra başlar. Söz konusu kuş türlerinin embriyo metabolizmasında duraklama döneminin gözlenememiş olması, duraklamanın akciğer solunumuna geçişle ilgili olduğu savını desteklemektedir (18).

Duraklama, embriyoda daha önce oluşmuş dokuların *farklılaşma* sürecinin gerçekleştiği döneme rastlar. Dokuların *oluşma* dönemiyle karşılaştırıldığında, bu gelişim evresinin daha az enerji gerektirdiği bilindiğinden, bir yandan duraklamanın nedeni olarak görülen bu durum, öte yandan —evrimsel olarak— en az enerji gerektiren gelişim dönemlerinin, enerjinin en az sağlanabildiği zamana rastlatılmış olabileceği biçiminde yorumlanmaktadır (2,7).

IP sonrasında da işlevini sürdüren karyoallantoyis solunum ödevini gitgide tümüyle akciğerlere bırakır. Hava odacığında bulunan sınırlı miktardaki oksijenin kısa sürede tükenmesiyle, IP ile EP (=Eksternal pipping; embryonun çıkış öncesi gaga ile yurta dış kabuğunu kırması) arasında, yeniden, belli bir oksijen yetersizliği ortaya çıkar ve bu, büyük olasılıkla, karbondioksit kısmî basıncının bir kez daha artmasına, böylece yavrunun yumurta kabuğunu kırma davranışları göstermesi için gerekli başlatıcı uyarının oluşmasına yol açar (15). Yumurta kabuğunda ilk çatlamaların başlamasından itibaren gaz alışverişi ve metabolizmada yeniden üssel bir artış ortaya çıkar. Akciğerler artık atmosfer havasından “sınırsız” oksijen sağlamaya başlamıştır. Ayrıca, yumurtadan çıkış için yavrunun gösterdiği kas etkinliği, daha fazla oksijen tüketimini gerektirir.

Sonuç olarak, embriyo metabolizmasında *oksijenin* bir tür “minimum etkeni” rolü oynadığı ve oksijen yeterli miktarda sağlanabildiği sürece, metabolizma düzeyinin tüm kuluçka boyunca üssel artış gösterme eğiliminde olduğu söylenebilir.

Toplam Enerji Dönüşümü

Çalışmamızda elde ettiğimiz toplam enerji dönüşümüne ilişkin değerlerin prekosal modeller ve literatürdeki verilere uygun olduğu görüldü (Çizelge 1).

Embriyogenez sırasında metabolizmanın seyri konusunda olduğu gibi, toplam metabolizma tutarı açısından prekosal ve altrisiyal türler arasında belli bir farkın bulunup bulunmadığı konusu da tartışmalıdır. İki ayrı gelişme çeşidinin birbirinden birtakım temel farklılıklar gösterdiğini savunan kimi araştırmacılar

(örn; 6,9), altrisiyal türlerde toplam göreceli metabolizmanın, prekosal kuş türlerindeki %30 - %50 daha düşük olduğunu ileri sürmektedirler.

Embriyogenezin her iki gelişim biçiminde de aynı etkenlere bağlı olması gerektiği düşüncesinden yola çıkan bir diğer grup araştırmacıya göre ise, embriyogenez süresince tüketilen toplam enerji tutarı, yumurta kütesinden ve kuluçka süresinden bağımsızdır; bir başka deyişle, bütün kuş embriyoları, gelişimleri sırasında, taze yumurta kütesinin her gramı için toplam olarak yaklaşık aynı metabolizmayı gösterirler (19). Bunun da ortalama olarak yaklaşık 1,8 kJ/g dolayında olduğu (20) ve taze yumurta kütesinin her gramı için yaklaşık 89 ml (21), 90 ml (22), 99 ml (4) ya da 102 ml (23) oksijene karşılık geldiği saptanmıştır.

Rahn & Ar, prekosal türler için, embriyogenez sırasında tüketilen toplam oksijen miktarının, taze yumurta kütesinin her gramı için 105 ml dolayında olduğunu ve bunun yaklaşık olarak 2,09 kJ'lük enerjiye karşılık geldiğini belirtmektedir (24).

Hangi gelişim çeşidinden olursa olsun, bütün kuş türlerinde yavrunun çıkışına dek yumurta içeriğinden aynı oranda kullanıldığı gösterilmiştir (9).

Prinzinger, çeşitli embriyo gelişim modellerinden kuş türlerine ilişkin verilerin yardımıyla, yumurta kütesi değerinin etkisinin, ihmal edilebilecek ölçüde önemsiz olduğunu ve yumurta kütesinin her gramı için, embriyogenez süresince hesaplanan mutlak enerji dönüşümünün, gerek prekosal ve gerekse altrisiyal türlerde birbirine yakın ($1,969 \pm 0,794$ kJ/g) olduğunu ileri sürmüştür (1). Toplam enerji dönüşümü, Prinzinger & Schmidt tarafından, daha sonra, prekosal türlerde (2,175 kJ/g), altrisiyal türlerdekinden (1,891 kJ/g) yalnızca yaklaşık %15 daha yüksek bulunmuş (13); daha yeni ve geniş kapsamlı araştırmalar sonucu elde edilen veriler de hesaba katıldığında, söz konusu farkın (sırasıyla 1,83 kJ/g ve 1,77 kJ/g) önemsiz olduğu kesinlik kazanmıştır (20).

Çalışmamızda elde ettiğimiz veriler, Diyarbakır'da üretilen bıldırcınlar da embriyo metabolizmasının seyrinde olduğu gibi, toplam metabolizma ve enerji eşdeğerinde de prekosal kuşlar için öne sürülen modele ve literatür verilerine uygunluk gösterdiği belirlendi.

Kaynakça

1. Prinzinger, R.: Die Lebensstadien und ihre physiologische Zeit bei Vögeln - eine allometrische Betrachtung. J. Orn. **131**: 47-61, 1990.
2. Hoyt, D. F., Board, R. G., Rahn, H., Paganelli, C. V.: The eggs of the Anatidae: Conductance, pore structure and metabolism. Physiol. Zool. **52**: 438-450, 1979.
3. Bucher, T. L.: Parrot eggs, embryos, and nestlings: Patterns and energetics of growth and development. Physiol. Zool. **56(3)**: 465-483, 1983.

4. Prinzing, R., Maisch, H., Hund, K.: Untersuchungen zum Gasstoffwechsel des Vogelembryos: I. Stoffwechselbedingter Gewichtsverlust, Gewichtskorrelation, tägliche Steigerungsrate und relative Gesamtenergieproduktion. Zool. Jb. Physiol. **83**: 180-191, 1979.
5. Vleck, C. M., Hoyt, D. F., Vleck, D.: Metabolism of avian embryos: Patterns in altricial and precocial birds. Physiol. Zool. **52**: 363-377, 1979.
6. Vleck, C. M., Vleck, D., Hoyt, D. F.: Patterns of metabolism and growth in avian embryos. Amer. Zool. **20**: 405-416, 1980.
7. Vleck, D., Vleck, C. M., Hoyt, D. F.: Metabolism of avian embryos: Ontogeny of oxygen consumption in the Rhea and Emu. Physiol. Zool. **53**: 125-135, 1980.
8. Bucher, T. L.: Ratios of hatchling and adult mass-independent metabolism: A physiological index to the altricial-precocial continuum. Respir. Physiol. **65**: 69-83, 1986.
9. Vleck, C. M., Vleck, D.: Metabolism and energetics of avian embryos. J. Exp. Zool. Suppl. **1**: 111-125, 1987.
10. Bucher, T. L., Bartholomew, G. A., Trivelpiece, W. Z., Volkman, N. J.: Metabolism, growth, and activity in Adélie and Emperor penguin embryos. Auk **103**: 485-493, 1986.
11. Prinzing, R., Dietz, V.: Qualitative course of embryonic O₂ consumption in altricial and precocial birds. Respir. Physiol. **100**: 289-294, 1995.
12. Prinzing, R., Hinninger, Ch., Schmidt, M.: Embryogenese des Energiestoffwechsels bei altricialen, semipraecocialen und praecocialen Vögeln. Verh. Dtsch. Zool. Ges. **81**: 419-420, 1991.
13. Prinzing, R., Schmidt, M.: Comparative embryogeny of metabolic rate in altricial and precocial birds.— In: Nichelmann, M., Tzschentke, B., Pirow, R.: Perinatale Anpassungsprozesse, 26-27.11.1993, Humboldt-Universität zu Berlin, 23-32, 1993.
14. Hoyt, D. F., Vleck, D., Vleck, C. M.: Metabolism of avian embryos: Ontogeny and temperature effects in the ostrich. Condor **80**: 265-271, 1978.
15. Rahn, H., Paganelli, C. V., Ar, A.: The avian egg: Air-cell gas tension, metabolism and incubation time. Respir. Physiol. **22**: 297-309, 1974.
16. Burton, F. G., Tullett, S. G.: Respiration of avian embryos. Comp. Biochem. Physiol. **82A**: 735-744, 1985.
17. Rahn, H., Paganelli, C. V.: Gas fluxes in avian eggs: Driving forces and the pathway for exchange. Comp. Biochem. Physiol. **95A**: 1-15, 1990.
18. Seymour, R. S.: Der natürliche Brutschrank des Buschhuhns. Spektrum d. Wiss. **2**: 60-67, 1992.
19. Rahn, H., Ar, A.: The avian egg: Incubation time and water loss. Condor **76**: 147-152, 1974.
20. Prinzing, R., Schmidt, M., Dietz, V.: Embryogeny of oxygen consumption in 13 altricial and precocial birds. Respir. Physiol. **100**: 283-287, 1995.
21. Ar, A., Rahn, H.: Interdependence of gas conductance, incubation length, and weight of the avian eggs.— In: Piiper, J.: Respiratory function in birds, adult and embryonic, Springer, Berlin - Heidelberg - New York, 1978.
22. Tullett, S. G.: The porosity of avian eggshell. Comp. Biochem. Physiol. **78A**: 5-13, 1984.
23. Hoyt, D. F., Rahn, H.: Respiration of avian embryos - A comparative analysis. Respir. Physiol. **39**: 255-264, 1980.
24. Rahn, H., Ar, A.: Gas exchange of the avian egg: Time, structure and function. Amer. Zool. **20**: 477-484, 1980.