

# Energie-Bilanz eines Poikilothermen (*Lacerta vivipara*)

HELMUT KNÖTIG

II. Zoologisches Institut der Universität Wien  
und Biophysikalische Forschungsstelle Wien, Österreich

**ABSTRACT:** Energy balance of a poikilothermic animal (*Lacerta vivipara*). The main differences between homoiothermic and poikilothermic animals are considered on the basis of information from literature and results obtained by the author. It is not the occurrence of thermoregulation per se which constitutes the main differences between representatives of these two groups, but rather the manner in which this thermoregulation is performed. Whereas homoiothermic animals regulate by means of metabolic processes and changes in behaviour, poikilothermic animals employ the latter mechanism almost exclusively. In *Lacerta vivipara* the close relationship between thermal balance and environmental factors is demonstrated on the basis of experimental results and calculations.

## EINLEITUNG

Die Energiebilanz eines Tieres ist rein quantitativ gesehen weitgehend durch die Bilanz seines Wärmehaushaltes bestimmt. Auf alle Fälle läßt sie sich nach dem Ersten Hauptsatz der Thermodynamik exakt durch Wärmeäquivalente ausdrücken. Im Hinblick auf die Regulation des Wärmehaushaltes lassen sich zwei große Gruppen von Vorgängen unterscheiden: Nichtregulative Vorgänge einerseits und Vorgänge, die eine Regulation des Wärmehaushaltes zum Ziele haben, andererseits. In bezug auf den Ort der Energiewechselforgänge lassen sich zweckmäßigerweise folgende zwei Hauptgruppen unterscheiden: Stoffwechselprozesse (die im allgemeinen als körperinterne Energie-lieferanten auftreten) und Wärmeaustauschvorgänge zwischen Tierkörper und Umwelt. Während diese zweite Gruppe von Vorgängen relativ gut physikalisch faßbar ist, bestehen bei der quantitativen Erfassung der Vorgänge der ersten Gruppe für den gesamten Körper eines Tieres beträchtliche Schwierigkeiten.

Die gesamte Energiebilanz läßt sich in folgende Faktoren zerlegen: 1. Energie-wechsel durch Stoffwechselforgänge; 2. Wärmeaustausch durch Strahlung (für a bis d: absorbierte Anteile), nämlich: a) Sonnenstrahlung, b) Himmelsstrahlung, c) Gegenstrahlung (dunkle Eigenstrahlung der Atmosphäre), d) Ausstrahlung (dunkle Eigenstrahlung des Bodens), e) Dunkle Eigenstrahlung des Tierkörpers; 3. Wärmeaustausch durch Wärmeleitung zwischen Tierkörper und Boden; 4. Wärmeaustausch durch Wärmeübergang (Wärmeleitung + Konvektion) zwischen Tierkörper und Luft; 5. Wärmeabgabe durch Transpiration. Hierbei bilden die Faktoren 2 bis 5 die oben als zweite genannte Gruppe „Wärmeaustauschvorgänge zwischen Tierkörper und Umwelt“.

Herkömmlicherweise teilt man die Tiere in poikilotherme und homoiotherme, in „wechselwarme“ und „gleichwarme“ ein. Dies drückt jenen Unterschied aus, den man bis vor wenigen Jahren als den entscheidenden ansah: Während man den Homoiothermen die Fähigkeit zur Regulation ihres Wärmehaushaltes und damit ihrer Körpertemperatur zuerkannte, sprach man den Poikilothermen eine derartige Regulationsfähigkeit ab. Bei näherer Betrachtung des Problems der Temperaturregulation stellt sich aber heraus, daß dies nicht stimmt.

### ALLGEMEINES

Zunächst ergibt eine Analyse des Temperatur-Regulationsphänomens bei den Homoiothermen folgendes: Prinzipiell können beide der oben genannten Gruppen von Energiewechselvorgängen herangezogen werden: Stoffwechselvorgänge (im Körperinneren) ebensowohl wie Wärmeaustauschvorgänge mit der Umwelt (durch Verhaltensweisen, die das Tier in eine solche Lage zur Umwelt bringen, daß die Beeinflussung des Wärmehaushaltes in der „gewünschten“ Richtung vor sich geht). Das Standardbeispiel für die erste Gruppe ist der Glykogenabbau im Muskel bei willkürlicher oder unwillkürlicher Muskelbewegung: Wärmeproduktion durch Körperbewegung oder durch Muskelzittern. Alltägliche Beispiele für die zweite Gruppe sind das Aufsuchen des Schattens durch Mensch und Tier an heißen Tagen und der Sonnenstrahlen an kalten Tagen. Dazu kommt die Förderung oder Hemmung der Transpiration: Absichtliches Befeuchten der Körperoberfläche und sich dem Wind aussetzen, einerseits, Vermeidung einer Befeuchtung der Körperoberfläche und Verbergen vor dem Wind andererseits. Beim Mensch und teilweise auch beim Haustier kommt noch die Herabsetzung des Wärmeaustausches durch Herstellung von Isolierschichten (Bekleidung) dazu, außerdem das Aufsuchen geeigneter Aufenthaltsräume (dies in nicht unbeträchtlichem Ausmaß auch bei wildlebenden Tieren).

Weiters ergibt die Analyse, daß die Regulation der Körpertemperatur auch bei den Homoiothermen nur in beschränktem Umfang möglich ist. Die Regulation funktioniert nicht oder nur teilweise: bei Primitivformen wie etwa dem Schnabeltier *Ornithorhynchus anatinus*, bei den meisten Jungtieren, sowie zu gewissen Zeiten (Winterschlaf bei Säugern, Nachtzeit bei vielen Vögeln). Außerdem hat die Regulation eine beschränkte Regulationskapazität: Extrembedingungen lassen sie zusammenbrechen. Bei Homoiothermen hat dies meist katastrophale Folgen – Hitzschlag auf der einen Seite, Erfrieren auf der anderen.

In den letzten Jahren konnte nun sichergestellt werden, daß auch bei den Poikilothermen eine Fähigkeit zur Regulation der Körpertemperatur durchaus vorhanden ist. Worin besteht der Unterschied zu den Homoiothermen? Zunächst ist eine geringere Regulationskapazität festzustellen: Schon bei viel geringerer Belastung der Temperaturregulation, als sie den Homoiothermen erträglich ist, verwandelt sich der „zeitweise homoiotherme“ Poikilotherme in einen „echten“ Poikilothermen. Aber prinzipiell ist – wie schon oben gesagt – natürlich auch die Regulationskapazität der Homoiothermen begrenzt. Soweit bis jetzt zu sehen ist, ist auch die Regulationskon-

stanz bei den Poikilothermen geringer als bei den „echten“ Homoiothermen (also unter Ausschluß primitiver, junger, winterschlafender Tiere).

Der wesentliche Unterschied zwischen der Temperaturregulation der Poikilothermen und jener der Homoiothermen aber liegt darin, daß den ersteren fast nur Verhaltensweisen zur Verfügung stehen<sup>1</sup>, den letzteren aber in mindestens ebensolchem Ausmaß auch Stoffwechselvorgänge. Dies beruht auf dem heute als ausschlaggebend erkannten Unterschied der beiden – nach wie vor gut gekennzeichneten – Typen „Poikilotherme“ und „Homoiotherme“: Bei den Homoiothermen bilden die Stoffwechselprozesse den wesentlichen Teil des Energiewechsels, bei den Poikilothermen hingegen der Wärmeaustausch mit der Umwelt. Auch der charakteristische Unterschied zwischen der Stoffwechselkapazität von Homoiothermen- und Poikilothermengewebe (LOCKER 1962a) weist darauf hin, daß es sich hier um zwei wirklich verschiedene physiologische Konstruktionstypen – und daher auch gut gekennzeichnete Gruppierungen des Tierreiches – handelt.

Die Tatsache, daß die Poikilothermen eine Temperaturregulation durch entsprechende Verhaltensweisen erzielen, wurde von MAZEK-FIALLA schon vor über 20 Jahren angedeutet: „Die Hauptaufgabe der poikilothermen Tiere besteht darin, die zur Aktivität notwendige Temperatur beizubehalten, also auch bei wechselnder Witterung nicht aus dem Aktivitätsbereich zu kommen.“ (MAZEK-FIALLA 1941, p. 244)<sup>2</sup>. Energisch betont wurde diese Tatsache erstmals von BOGERT: „... the significant fact that reptiles manage to maintain the body temperature within a relatively narrow ‚normal activity range‘, with fluctuations of only three or four degrees above or below the mean“ (BOGERT 1949, p. 207; Sperrungen vom Verf.). Sowohl die Tatsache der Temperaturregulation durch Verhaltensweisen wie die weitergehende Behauptung, daß sich die Körpertemperatur von Eidechsen im „Aktivitätsbereich“ auf Grund dieser Regulation innerhalb einer Schwankungsbreite von 6 bis 8 Grad halte, kann nach eigenen Versuchen mit *Lacerta vivipara* (KNÖTIG 1959) bestätigt werden. Diese Übereinstimmung ist vielleicht insofern von besonderer Bedeutung, als BOGERT die Temperatur im Freien maß, die eigenen Werte jedoch von Temperaturorgelversuchen – bei denen gleichzeitig auch die Körpertemperatur gemessen wurde – stammen. Hinsichtlich der näheren Bedingungen muß auf die beiden zitierten Arbeiten verwiesen werden.

<sup>1</sup> In gewissem, sehr geringem Umfang sind freilich auch Stoffwechselvorgänge eingebaut. So etwa beim Flügelschwirren der Nachtschmetterlinge.

<sup>2</sup> Daß hierbei allerdings nicht an eine nach Möglichkeit ständige Aufrechterhaltung der Aktivitätstemperatur gedacht ist, zeigt der übernächste Satz: „Eine dauernde Veränderung der Höhe der Körpertemperatur innerhalb des Aktivitätsbereiches bzw. zwischen dem Aktivitäts- und Passivitätsbereich kann vielleicht auf gewisse Funktionen des Körpers fördernd wirken.“ Eine Seite weiter heißt es: „Diese Zeit des passiven Ausharrens, besonders wenn sie durch häufige Aktivitätsperioden unterbrochen wird, scheint aber für viele Aufgaben des Organismus von Bedeutung zu sein und ist daher nicht als eine Untätigkeit in vollem Umfange aufzufassen.“ In der gleichen Richtung, aber noch einen Schritt weiter in Richtung auf die oben zitierten Befunde LOCKERS, liegt die Ansicht von KRÜGER und DUSPIVA. „Einige Angaben in der Literatur legen sogar den Gedanken nahe, daß Schwankungen in der Temperatur für den gesamten Lebenshaushalt der Poikilothermen vorteilhafter sind als ständig gleichbleibende Temperaturen, auch wenn sie die Höhe der Homoiothermentemperatur erreicht.“ (KRÜGER & DUSPIVA 1933, p. 186.)

## ERGEBNISSE

Auf Grund der genannten Laboratoriumsversuche und der dazugehörigen Freilanduntersuchungen wurden von KNÖTIG (1959) umfangreiche Betrachtungen zur Energiebilanz von *Lacerta vivipara* angestellt. Die wichtigsten Werte für eine derartige Energiebilanz sollen im folgenden wiedergegeben werden, wobei gegenüber der zitierten Arbeit des Verfassers jetzt zum Teil verbesserte Werte zur Verfügung stehen: Sonnen-, Himmels-, Gegen- und Ausstrahlung nach SAUBERER & DIRMHIRN 1958, Reflexion von Sonnen- und Himmelsstrahlung an der Haut lebender Exemplare von *Lacerta agilis* nach DIRMHIRN 1964. Mit dieser Illustration zu den oben vorgelegten allgemeinen Ausführungen ergibt sich ein Eindruck von der Größenordnung der in Frage kommenden Energiebeträge, und diese können mit den entsprechenden Werten der – weitgehend von Stoffwechselprozessen beherrschten – Energiebilanz der Homoiothermen verglichen werden.

Um typische Werte errechnen zu können, wird im folgenden ein Modell einer *Lacerta vivipara* (Berg-, Wald- oder Mooreidechse) benützt, dessen Maße nach den Erfahrungen des Verfassers als repräsentativ anzusehen sind. Für das „Modelltier“ werden folgende Annahmen getroffen: Rückenfläche: 7 cm<sup>2</sup>; Bauchfläche (= Grenzfläche Tier – Boden beim Liegen): 7 cm<sup>2</sup>; Grenzfläche Tier – Luft (beim Liegen des Tieres am Boden): 10 cm<sup>2</sup>; mittlere dorsoventrale Dicke: 0,7 cm; Volumen: 5 cm<sup>3</sup>; Gewicht: 5 g; spezifisches Gewicht: 1 g · cm<sup>-3</sup>; spezifische Wärme: 1 cal · g<sup>-1</sup> · Grad<sup>-1</sup>. Zu den Tabellen 1 bis 7, welche die Werte für die Energiebilanz enthalten, sei noch gesagt, daß die Reflexion von Sonnen- und Himmelsstrahlung an lebenden Exemplaren von

Tabelle 1

Energieaufnahme des Modelltieres. Spalten *s*: Rückenfläche senkrecht zur Sonnenstrahlung; Spalten *p*: Rückenfläche parallel zur Erdoberfläche. Einstrahlungswerte (Sonnenstrahlung) nach SAUBERER & DIRMHIRN (1958)

See- höhe	Zeitpunkt			Energie					Körper- temperatur- erhöhung des Modell- tieres je Zeiteinheit		
				je Zeit- und Flächeneinheit		je Zeiteinheit					
m	Tag	Monat	Uhrzeit	eingestrahlt	absorbierte (bei 17 % Reflexion)	vom Gesamt- tier absorbierte		Grad.min <sup>-1</sup>			
				cal.cm <sup>-2</sup> .min <sup>-1</sup>	cal.cm <sup>-2</sup> .min <sup>-1</sup>	cal.min <sup>-1</sup>		Grad.min <sup>-1</sup>			
				<i>s</i>	<i>p</i>	<i>s</i>	<i>p</i>	<i>s</i>	<i>p</i>		
200	15.	März	8.00	0,82	0,28	0,68	0,23	4,76	1,61	0,95	0,32
	15.	Juni	12.00	1,27	1,16	1,05	0,96	7,35	6,72	1,47	1,34
2000	15.	März	8.00	1,28	0,42	1,06	0,35	7,42	2,45	1,48	0,49
	15.	Juni	12.00	1,50	1,38	1,25	1,15	8,75	8,05	1,75	1,61

*Lacerta agilis* auf Anregung des Verfassers in dankenswerter Weise von Frau Dr. DIRMHIRN gemessen und mit 17% bestimmt worden ist (DIRMHIRN 1964). Dieser Wert wurde auch für die Reflexion der kurzwelligen Strahlung am „Modelltier“ zugrunde gelegt.

Tabelle 1 zeigt, welchen Gewinn an Energieaufnahme eine Eidechse erzielen kann, wenn sie ihren Körper so dreht, daß die Rückenfläche senkrecht zur einfallenden Sonnenstrahlung liegt. Besonders deutlich ist das gerade zu den Zeiten, zu welchen die Einstrahlung an sich schon durch den niedrigen Sonnenstand geringe Werte aufweist (frühe Vormittags- und späte Nachmittagsstunden, Frühjahr, Herbst), das Tier also mit Wärme „geizen“ muß, will es im Niveau der Aktivitätstemperatur bleiben.

Tabelle 2 zeigt den Anteil der einzelnen Einstrahlungskomponenten an der Energieaufnahme des „Modelltieres“. Als *obere Grenze* wurde der nach SAUBERER & DIRMHIRN (1958) jeweils höchstmögliche Wert angenommen, als *untere Grenze* Werte, die einer für die Aufrechterhaltung der Aktivitätstemperatur eben noch möglichen meteorologischen Konstellation entsprechen. Die verschiedenen Arten der Strahlung wurden nach dem allgemeinen Gebrauch in kurzwellige ( $\lambda < 3 \mu$ ) und langwellige ( $3 \mu < \lambda < 100 \mu$ ) Strahlungen unterteilt. ( $\lambda$  bedeutet in Tab. 2 die Wellenlänge der Strahlung; vgl. aber Tab. 3.)

Tabelle 2

Wärmezufuhr durch Strahlung. Einstrahlungswerte nach SAUBERER & DIRMHIRN (1958); Reflexionswerte für kurzwellige Strahlung nach DIRMHIRN (1964), für langwellige Strahlung nicht berücksichtigt, da nicht genau bekannt (nach den vergleichbaren Werten von SAUBERER & DIRMHIRN 1958 sind sie [p. 72] sicher kleiner als 10%)

Strahlungsart			Energie		Körper-		
			je Zeit- und Flächeneinheit	absorbierte	je Zeiteinheit	temperatur-	
		eingestrahlt	(bei 17% Re-	je Zeiteinheit	vom	erhöhung	
			flexion für	Gesamt-	Gesamt-	des Modell-	
			kurzwellige	absorbiert	absorbiert	tieres	
			Strahlung)			je	
				cal.cm <sup>-2</sup> .min <sup>-1</sup>	cal.min <sup>-1</sup>	Zeiteinheit	
				cal.cm <sup>-2</sup> .min <sup>-1</sup>	cal.min <sup>-1</sup>	Grad.min <sup>-1</sup>	
Kurzwellige Strahlung ( $\lambda < 3 \mu$ )	Sonnenstrahlung	<i>unt. Grenze</i>	0,80	0,66	4,62	0,95	
		<i>ob. Grenze</i>	1,50	1,25	8,75	1,75	
	Himmelsstrahlung	wolkenlos	<i>unt. Grenze</i>	0,06	0,05	0,35	0,07
			<i>ob. Grenze</i>	0,15	0,12	0,84	0,17
	bedeckt	<i>unt. Grenze</i>	0,07	0,06	0,42	0,08	
		<i>ob. Grenze</i>	0,60	0,50	3,50	0,70	
Langwellige Strahlung ( $3 \mu < \lambda < 100 \mu$ )	Gegenstrahlung (dunkle Eigenstrahlung d. Atmosphäre)						
		<i>unt. Grenze</i>	0,3		2,1	0,4	
		<i>ob. Grenze</i>	0,5		3,5	0,7	
	Ausstrahlung (dunkle Eigenstrahlung des Bodens)						
		<i>unt. Grenze</i>	0,4		2,8	0,6	
		<i>ob. Grenze</i>	0,8		5,6	1,1	

Tabelle 3 behandelt die Frage des Wärmeaustausches durch Wärmeleitung. In Tabelle 3a sind die Werte der Wärmeleitfähigkeitszahl ( $\lambda$ ) einerseits für verschiedene Arten natürlichen Untergrundes, andererseits für Aluminium (wegen der Laboratoriumsversuche) und schließlich für Luft und Horn (Rinderhuf) angegeben. Die beiden letzteren sind insofern besonders wichtig, als sie unter allen angeführten die weitaus kleinsten Werte für die Wärmeleitfähigkeit haben. Da der Wärmestrom vom Boden zum Körperinneren des Tieres (oder umgekehrt) eine Schicht durchdringen muß, die

Tabelle 3

Wärmeaustausch durch Wärmeleitung gemäß der Beziehung,  $Q = \lambda \cdot F \cdot \Delta(T) \cdot d^{-1}$ ; (EBERT 1951, p. 284).  $Q$  : Wärmestrom [ $\text{cal} \cdot \text{s}^{-1}$ ];  $\lambda$  : Wärmeleitfähigkeitszahl [ $\text{cal} \cdot \text{cm}^{-1} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{Grad}^{-1}$ ];  $F$  : Fläche der durchflossenen Schicht [ $\text{cm}^2$ ];  $\Delta(T)$  : Temperaturdifferenz zwischen den Grenzflächen der durchflossenen Schicht [Grad];  $d$  : Dicke der durchflossenen Schicht [cm]

a) Werte für  $\lambda$  (streng gültig nur bei 20° C)

Aluminium	0,56	Kalkstein	0,0055	
Erde	0,002–0,003	Kiefer-, Tannenholz	0,0003	nach
Flußsand (trocken)	0,0008	Baumwolle (lose)	0,0002	EBERT
Flußsand (11% Feuchtigkeit)	0,003	Wasser	0,0014	1951
Sandstein	0,0045–0,005	Luft	0,00006	
Hufhorn des Rindes	0,00072	Luft	0,000046	nach KRÜGER 1929

b) Werte für  $Q$  (Voraussetzung:  $F = 7 \text{ cm}^2$ ,  $d = 0,1 \text{ cm}$ )

$\lambda$	$\Delta(T)$	Wärmestrom $Q$		Körpertemperaturänderung des Modelltieres je Zeiteinheit	
$\text{cal} \cdot \text{cm}^{-1} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{Grad}^{-1}$	Grad	$\text{cal} \cdot \text{s}^{-1}$	$\text{cal} \cdot \text{min}^{-1}$	$\text{Grad} \cdot \text{min}^{-1}$	$\text{Grad} \cdot \text{min}^{-1}$
0,0007 (Horn)	5 1	0,245 0,021	14,70 1,26	2,94	0,25
0,00006 (Luft)	5 1	0,049 0,004	2,94 0,24	0,59	0,05

Tabelle 4

Wärmeaustausch (Austauschoberfläche  $10 \text{ cm}^2$ ) durch Wärmeübergang Luft – Modelltier (Werte zum Teil nach EBERT 1951)

Temperaturdifferenz Grad	Wärmeübergang	Wärmestromdichte	Wärmestrom	Körpertemperaturänderung des Modelltieres je Zeiteinheit	
Grad	$\text{cal} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{Grad}^{-1}$	$\text{cal} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	$\text{cal} \cdot \text{min}^{-1}$	$\text{Grad} \cdot \text{min}^{-1}$	$\text{Grad} \cdot \text{min}^{-1}$
30	unt. Grenze 0,0011 ob. Grenze 0,0014	0,033 0,042	19,8 25,2	3,96	5,04
5	unt. Grenze 0,0011 ob. Grenze 0,0014	0,0055 0,007	3,3 4,2	0,66	0,84

Horn wie auch Luft (das Schuppenkleid läßt ja zu einer festen Unterlage hin Luftpolster frei) umfaßt, so ist anzunehmen, daß die Intensität dieses Wärmestromes durch die Wärmeleitfähigkeit dieser Schicht limitiert ist. Wieweit die Annahme einer homogenen Schicht von 1 mm Dicke aus Luft als untere Grenze beziehungsweise aus Horn als obere Grenze gerechtfertigt ist, kann noch nicht endgültig gesagt werden. Tabelle 3b bringt die Werte des Wärmestromes für eine Temperaturdifferenz zwischen Tierkörper (innerhalb der Haut) und Unterlage von 5 Grad einerseits und von 1 Grad andererseits.

Die Wärmeleitung ist – ebenso wie der Wärmeübergang – (Tab. 4) ein Faktor, der seine Wirksamkeit selbst vermindert, sofern keine anderen Faktoren einwirken: Durch

Tabelle 5

Wärmeentzug durch Transpiration. Voraussetzung: Verdunstung von 1 g Wasser benötigt 560 cal; (FICKER 1928). Spezifische Transpirationswerte: für  $0,0025 \text{ m.s}^{-1}$  gemessen von REICHLING (1957); für  $1,5 \text{ m.s}^{-1}$  berechnet nach der TRABERTSchen Formel (FICKER 1928, p. 87)

Relative Luftfeuchtigkeit %	Lufttemperatur ° C	Windgeschwindigkeit $\text{m.s}^{-1}$	Transpiration		Wärmeabstrom vom Modelltier $\text{cal.min}^{-1}$	Körpertemperaturerniedrigung des Modelltieres je Zeiteinheit $\text{Grad.min}^{-1}$
			spezifische $\gamma$ (Wasser). $\text{g}^{-1}$ (Körpergewicht). $\text{min}^{-1}$	durch das Modelltier $\gamma.\text{min}^{-1}$		
35	20	0,0025 1,5	18 441	90 2205	0,0504 1,2348	0,01 0,25
	30	0,0025 1,5	92 2253	460 11265	0,2576 6,3084	0,05 1,26
	35	0,0025 1,5	83 2033	415 10165	0,2324 5,6924	0,05 1,14
50	20	0,0025 1,5	15 367	75 1835	0,0420 1,0276	0,01 0,21
	30	0,0025 1,5	75 1837	375 9185	0,2100 5,1436	0,04 1,03
	35	0,0025 1,5	74 1812	370 9060	0,2072 5,0736	0,04 1,01
70	20	0,0025 1,5	15 367	75 1835	0,0420 1,0276	0,01 0,51
	30	0,0025 1,5	47 1151	235 5755	0,1316 3,2228	0,03 0,64
	35	0,0025 1,5	57 1396	285 6980	0,1596 3,9088	0,03 0,78
90	20	0,0025 1,5	7 171	35 855	0,0196 0,4788	– 0,10
	30	0,0025 1,5	23 563	115 2815	0,0644 1,5764	0,01 0,32
	35	0,0025 1,5	29 710	145 3550	0,0812 1,9880	0,02 0,40

Wärmezu- oder -abstrom nähert sich die Körpertemperatur des Tieres der Temperatur des Bodens beziehungsweise der Luft, das heißt die Temperaturdifferenz wird kleiner und proportional mit ihr der Wärmeaustausch. So wird bei einer Hornschicht von 1 mm Dicke eine Temperaturdifferenz von 5 Grad binnen 4 Minuten auf 1 Grad und binnen 9 Minuten auf 0,1 Grad herabgesetzt. Wenn freilich eine von der Bodentemperatur abweichende Körpertemperatur gehalten oder gar erreicht werden soll, so muß der Wärmestrom entweder durch den Einfluß anderer Faktoren ausgeglichen oder durch entsprechendes Verhalten, etwa hochbeiniges Laufen über zu kaltem oder zu warmem Boden, unterbrochen werden. Ein derartiges Verhalten wurde wiederholt im Freiland beobachtet (vgl. KRAMER 1937), besonders gut aber bei Temperaturorgelversuchen, bei denen man den Bereich der Vorzugstemperatur schon durch die Fortbewegungsart (auf dem Bauche kriechend, statt „stelzbeinig“ laufend) erkennen kann (KNÖTIG 1959). Zugleich zeigt sich hier die Bedeutung der Feinstruktur des Geländes, durch die auf engem Raum mikroklimatisch ganz verschiedene „Räume“ geschaffen werden können.

Werte des Wärmeüberganges (wie die nicht auf Strahlung beruhenden Vorgänge des Wärmeaustausches zwischen einem gasförmigen und einem festen Körper genannt werden) zwischen Luft und Tierkörper zeigt Tabelle 4. Jener Teil der Körperoberfläche des „Modelltieres“, der ständig mit der Luft in Berührung steht (auch wenn das Tier am Boden liegt), wurde mit 10 cm<sup>2</sup> angenommen. Die Wärmeübergangswerte für 30 Grad Temperaturdifferenz wurden EBERT (1951) entnommen. Wieweit diese, wie auch die für 5 Grad Temperaturdifferenz verwendeten Werte Relevanz für das hier behandelte Problem besitzen, möge bei KNÖTIG (1959) nachgelesen werden. Sie werden dort als wahrscheinlich etwas zu hoch angesehen.

In Tabelle 5 ist die mit der Transpiration zusammenhängende Wärmeabgabe dargestellt. Die Werte für die Transpiration je Gramm Körpergewicht („spezifische

Tabelle 6

Kalkulation der Wärmezufuhr nach dem Gesamtsauerstoffverbrauch (Vergleichswerte). Sauerstoffverbrauch: *Uta stansburiana* nach DAWSON & BARTHOLOMEW (1956), *Mus musculus* (juvenile, adult) nach LOCKER (1962b); Voraussetzung für die Werte der Energiefreisetzung: Respiratorischer Quotient (RQ) = 0,8 (hierbei entspricht 1 cm<sup>3</sup> O<sub>2</sub> einer Energie von 4,8 cal)

Versuchstier	Temperatur ° C	Sauerstoffverbrauch		Energie- freisetzung cal.min <sup>-1</sup>
		je Gramm Körpergewicht cm <sup>3</sup> .g <sup>-1</sup> .h <sup>-1</sup>	bei 5 g Kör- pergewicht cm <sup>3</sup> .min <sup>-1</sup>	
<i>Uta</i> (4-6 g)	20	0,30 (0,25-0,40)	0,005	0,025
	35	0,60 (0,50-0,75)	0,01	0,05
<i>Mus</i> (juv.) (5 g)	22,5	6,0	0,1	2,4
	32,5	4,5	0,075	0,375
<i>Mus</i> (ad.) (20 g)	22,5	4,0	0,067	
	32,5	2,5	0,042	

Tabelle 7  
Zusammenstellung der wichtigsten Werte für die Energiebilanz des Modelltieres und einiger Vergleichswerte für 5 g schwere *Uta* bzw. *Mus* (juv.)

Faktoren, die ihre Wirksamkeit selbst verringern Temperaturdifferenz Tierkörper - Umwelt 5 Grad	Wärmeangebot bzw. -entzug je Zeiteinheit		Körpertemperaturänderung je Zeiteinheit	
	untere Grenze	obere Grenze	untere Grenze	obere Grenze
	cal · min <sup>-1</sup> Grad · min <sup>-1</sup>			
Wärmeübergang Tierkörper - Luft	± 2,94	± 14,70	± 0,59	± 2,94
Wärmeleitung Tierkörper - Boden	± 3,3	± 4,2	± 0,66	± 0,84
Sonnenstrahlung	+ 4,62	+ 8,75	+ 0,95	+ 1,75
Himmelsstrahlung	+ 0,35	+ 0,84	+ 0,07	+ 0,17
Langwellige Strahlungsbilanz <sup>1</sup>	+ 0,42	+ 3,50	+ 0,08	+ 0,70
Wärmeaustausch durch Strahlung	- 3,0	- 1,0	- 0,6	- 0,2
Wärmeaustausch Tierkörper - Umwelt	- 5,0	+ 3,0	- 1,0	+ 0,6
Transpiration	- 5,0	- 0,1	- 1,0	- 0,02
Bewegung (siehe Text)	- 12,0	- 0,02	- 2,4	- 0,004
Stoffwechsel	+ 0,652			
Gesamtsauerstoffverbrauch (Vergleichswerte)	+ 0,12 + 0,24 + 0,02 + 0,05			
	+ 1,8 + 2,4 (+ 0,36) (+ 0,48)			

<sup>1</sup> Langwellige Strahlungsbilanz (hier!): Dunkle Eigenstrahlung der Atmosphäre („Gegenstrahlung“) + Dunkle Eigenstrahlung des Bodens („Ausstrahlung“) - Dunkle Eigenstrahlung des Tierkörpers.  
<sup>2</sup> Untere Grenze: Körpertemperatur etwa 30 Grad über Temperatur des Bodens und der Luft; obere Grenze: Körpertemperatur etwa 30 Grad unter Temperatur des Bodens und der Luft.  
<sup>3</sup> Untere Grenze: 30°C Lufttemperatur, 35% relative Luftfeuchtigkeit, 5 m · s<sup>-1</sup> Windgeschwindigkeit; obere Grenze: 20°C Lufttemperatur, 90% relative Luftfeuchtigkeit, 0,0025 m · s<sup>-1</sup> Windgeschwindigkeit.

Transpiration“) bei der Windgeschwindigkeit  $0,0025 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$  sind der sehr gründlichen Arbeit von REICHLING (1957) entnommen. REICHLING erhob die Werte für 70% relative Luftfeuchtigkeit in zwei verschiedenen Untersuchungsreihen. In Tabelle 5 wurden die Mittel aus den jeweiligen Wertepaaren von REICHLING verwendet. Für eine Windgeschwindigkeit von  $1,5 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$  (Windstärke 1 der BEAUFORT-Skala) wurden die Werte nach der TRABERTSchen Formel (FICKER 1928, p. 87) errechnet. Für Windstärke 3 ( $5 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ ) wären nicht ganz doppelt so hohe Werte anzusetzen (die Werte für Windstärke 1 wären mit 1,805 zu multiplizieren).

Natürlich ist die Transpiration nicht nur vom Standpunkt des Energiewechsels, sondern auch vom Standpunkt des Stoffwechsels aus zu sehen. Es zeigt sich nämlich, daß eine *Lacerta vivipara* zwar bei höherer Lufttemperatur (über  $30^{\circ} \text{C}$ ) und etwas Wind der Gefahr einer Überhitzung durch Transpiration allein sicher Herr werden kann, daß andererseits aber die ständige Kompensation eines Wärmestromes von  $7 \text{ cal} \cdot \text{min}^{-1}$  innerhalb von 80 Minuten bereits die Verdunstung von 1 g Wasser, entsprechend  $\frac{1}{5}$  des Körpergewichtes des Modelltieres, verlangt. Daß dies nicht ohne weiteres möglich ist, leuchtet ein. Auf die sich hieraus ergebende ökologische und physiologische Problematik kann hier allerdings nicht eingegangen werden.

Tabelle 6 zeigt Vergleichswerte von einem Poikilothermen (der amerikanischen Eidechse *Uta stansburiana*) und von einem Homiothermen (*Mus musculus*, juvenil und adult) für die Wärmeproduktion durch den Stoffwechsel. Ein allgemein als sehr gut angesehenes Maß hierfür ist der Gesamtsauerstoffverbrauch. Eigene Versuche, die noch nicht abgeschlossen sind, ergeben ähnliche Werte, wie sie *Uta* aufweist, für *Lacerta agilis*, *Lacerta sicula* und *Algyroides nigripunctatus*, aber etwas kleinere Werte für *Lacerta vivipara*. Allerdings können hierüber noch keine endgültigen Aussagen gemacht werden. Tabelle 6 beleuchtet deutlich die beiden oben aufgestellten Thesen: 1. Die Wärmeproduktion des Stoffwechsels ist für den Wärmehaushalt der Poikilothermen von geringer, für den der Homiothermen von großer Bedeutung, und zwar in jedem Temperaturbereich. 2. Bei den Homiothermen spielt der Stoffwechsel für die Regulation der Körpertemperatur eine wichtige Rolle, bei den Poikilothermen nicht. Die auch dort sichergestellte Regulation kann sich also nur auf Verhaltensweisen stützen.

Tabelle 7 stellt die für die Energiebilanz einer *Lacerta vivipara* wichtigsten Werte sowie die Vergleichswerte der Tabelle 6 zusammen. Außer den in den Tabellen 1 bis 6 bereits enthaltenen Werte bringt sie noch einen Wert für die mögliche Wärmeproduktion durch Muskelarbeit einer *Lacerta vivipara*. Als obere Grenze wurde angenommen, daß das Modelltier innerhalb einer Sekunde 20 Zentimeter senkrecht nach oben läuft, etwa an einer Gitterwand des Terrariums. Da das Gewicht des Modelltieres 5 g beträgt, resultiert eine Leistung von  $1 \text{ g} \cdot \text{m} \cdot \text{s}^{-1}$ , was  $0,0023 \text{ cal} \cdot \text{s}^{-1}$  oder  $0,138 \text{ cal} \cdot \text{min}^{-1}$  entspricht. FENN (1947) gibt als Wirkungsgrad „des Muskels“ 20 bis 25% an. Der Fall der größeren Wärmeproduktion (20% Wirkungsgrad) ergibt  $0,625 \text{ cal} \cdot \text{min}^{-1}$  und damit eine Körpertemperaturerhöhung des Modelltieres von 0,11 Grad je Minute.

Auf die vielfältigen, sich aus den in Tabelle 7 aufgeführten Werten ergebenden physiologischen und ökologischen Probleme<sup>3</sup>, aber auch morphologischen Probleme<sup>4</sup>, kann hier nicht näher eingegangen werden. Ein Teil der physiologischen und ökologischen Fragen wurde – fragmentarisch – von KNÖTIG (1959) behandelt, weitere sollen

in Arbeiten folgen, welche die Konsolidierung der Energiebilanz zum Ziele haben. Allzu viel an ihr beruht noch auf Annäherungen und Schätzungen. Das Ziel dieser Arbeit ist allerdings nicht die Erstellung einer gesicherten Energiebilanz von *Lacerta vivipara* als biophysikalischer Selbstzweck, sondern als fundierte Grundlage für die Herausarbeitung der beiden physiologischen Konstruktionstypen „Poikilotherme“ und „Homoiotherme“ und für die Klärung der oben angedeuteten und einiger anderer Fragen (vgl. KNÖTIG 1957).

### ZUSAMMENFASSUNG

1. Die Energiebilanz eines Tieres ist quantitativ im wesentlichen durch seinen Wärmehaushalt bestimmt oder mindestens in Wärmeäquivalenten ausdrückbar.
2. Der Energiewechsel beruht auf zwei Hauptgruppen von Prozessen: Stoffwechselprozessen im Körperinneren und Wärmeaustausch zwischen Tierkörper und Umwelt.
3. In beiden Gruppen treten regulative und nicht regulative Vorgänge auf. Die Regulation beim Wärmeaustausch zwischen Tierkörper und Umwelt beruht auf entsprechenden Verhaltensweisen.
4. Der Unterschied zwischen Homoiothermen und Poikilothermen liegt nicht darin, daß die Regulationsmöglichkeit der Körpertemperatur nur den ersteren vorbehalten wäre (beide zeigen eine gewisse – und nur eine gewisse – Regulationsmöglichkeit), sondern darin, daß die Energiebilanz der Poikilothermen zum wesentlichen Teil durch den Wärmeaustausch mit der Umwelt beherrscht wird und daher auch die Regulation der Körpertemperatur wirksam nur durch Verhaltensweisen – die den Wärmeaustausch in die „gewünschte“ Richtung lenken – erreicht werden kann.
5. Aus der Beherrschung der Energiebilanz durch den Wärmeaustausch mit der Umwelt folgt auch, daß die Regulationskapazität der Poikilothermen weit geringer ist als die der Homoiothermen – obwohl natürlich auch deren Regulationskapazität begrenzt ist.
6. Ein weiterer charakteristischer Unterschied zwischen Homoiothermen und Poikilothermen liegt darin, daß bei den ersteren die Überforderung der Temperaturregulation meist katastrophal endet, bei den letzteren hingegen eine normale Reaktion auslöst, nämlich den Übergang zu einer mehr oder weniger inaktiven, mindestens nicht vollaktiven Lebensweise. Aus verschiedenen Anzeichen läßt sich sogar schlie-

<sup>3</sup> Zum Beispiel „regionale Stenözie“ (KÜHNELT 1943a) bzw. „regionale Stenotopie“ (THIENEMANN), „saisonale Stenözie bzw. Stenotopie“ (KNÖTIG 1959), „Konstanz der ökologischen Valenz“ (KÜHNELT 1943b) bzw. „Konstanz der ökologischen Potenz“ (PEUS 1954, FRIEDERICH 1957).

<sup>4</sup> Zum Beispiel Oberflächen-Volumen-Relation bei Homoiothermen und Poikilothermen: Die ersteren produzieren Wärme vornehmlich im Körperinneren und geben sie nach außen durch die Oberfläche ab – in Gebieten mit meist oder ständig kalter Umwelt ist die Verschiebung der Relation zugunsten des Volumens wichtig, in Gebieten, wo die Gefahr einer Überhitzung besteht, ist eine Verschiebung zugunsten der Oberfläche günstig (ALLENSche Regel). Poikilotherme nehmen die Wärme von außen durch die Oberfläche auf (und geben sie da auch wieder ab) – nur eine zugunsten der Oberfläche lautende Relation verbürgt ein genügend schnelles Aufwärmen, um erfolgreich zu sein (vgl. BOGERT 1953); die Abkühlung muß entweder durch Aufsuchen geeigneter Geländestückchen (in einem gewissen Sinne „Nischen“) hintangehalten oder ab einem gewissen Punkt eben hingenommen werden.

ßen, daß Poikilotherme ein ständiges Leben im Aktivitätstemperaturbereich nicht ertragen könnten.

7. Für *Lacerta vivipara* wird eine möglichst komplette Energiebilanz gegeben.

#### ZITIERTE LITERATUR

- BOGERT, C., 1949. Thermoregulation in reptiles, a factor in evolution. *Evolution* **3**, 195–211.  
 — 1953. The Tuatara, why is it a lone survivor? *Sci. Monthly* **76**, 163–170.
- DAWSON, W. R. & BARTHOLOMEW, G. A., 1956. Relation of oxygen consumption to body weight, temperature, and temperature acclimation in lizards *Uta stansburiana* and *Sceloporus occidentalis*. *Physiol. Zool.* **29**, 40–51.
- DIRMHIRN, I., 1964. Zur Reflexion der Oberfläche von Eidechsen. (In Vorbereitung.)
- EBERT, H., 1951. Physikalisches Taschenbuch. Vieweg & Sohn, Braunschweig, 522 pp.
- FENN, W. A., 1947. Kontraktibilität. In: HÖBER, R., Physikalische Chemie der Zellen und Gewebe. Stämpfli, Bern, p. 477–562.
- FICKER, H., 1928. Meteorologie. In: MÜLLER, J. H. J. & POUILLET, C. S. M., Lehrbuch d. Physik. Bd. 5, Hälfte 1: Physik d. Erde. Vieweg & Sohn, Braunschweig, 840 pp.
- FRIEDERICHS, K., 1957. Der Gegenstand der Ökologie. *Stud. gen.* **10**, 112–144.
- KNÖTIG, H., 1957. Zeitstruktur als Einpassungsfaktor. *Zool. Anz., Suppl.* **21**, 304–330.  
 — 1959. Physiologischer Vergleich artgleicher Tiere (*Lacerta vivipara*) aus Gebirge (Schneeberg) und Steppe (Neusiedlersee-Ostufer). Phil. Diss., Wien.
- KRAMER, G., 1937. Beobachtungen über Paarungsbiologie und soziales Verhalten von Mauereidechsen. *Z. Morph. Ökol. Tiere* **32**, 752–783.
- KRÜGER, P., 1929. Über die Bedeutung der ultraroten Strahlen für den Wärmehaushalt der Poikilothermen. *Biol. Zbl.* **49**, 65–82.  
 — & DUSPIVA, F., 1933. Der Einfluß der Sonnenstrahlung auf die Lebensvorgänge der Poikilothermen. *Biologia gen.* **9**, 168–188.
- KÜHNELT, W., 1943a. Die Leitformenmethode in der Ökologie der Landtiere. *Biologia gen.* **17**, 107–146.  
 — 1943b. Über Beziehungen zwischen Tier- und Pflanzengesellschaften. *Biologia gen.* **17**, 566–593.
- LOCKER, A., 1962a. Über Stoffwechselunterschiede zwischen den Geweben kalt- und warmblütiger Tiere (zugleich ein Beitrag zur Frage: Poikilothermie als Strahlenschutz). *Pflügers Arch. ges. Physiol.* **275**, 238–255.  
 — 1962b. Abhängigkeit der Thermoneutralitätszone der Maus vom Ernährungszustand. *Naturwissenschaften* **49**, 547.
- MAZEK-FIALLA, K., 1941. Die Körpertemperatur poikilothermer Tiere in Abhängigkeit vom Kleinklima. *Z. wiss. Zool.* **154**, 170–246.
- PEUS, F., 1954. Auflösung der Begriffe „Biotop“ und „Biozönose“. *Dt. ent. Z.*, N. F. **1**, 271–308.
- REICHLING, H., 1957. Transpiration und Vorzugstemperatur mitteleuropäischer Reptilien und Amphibien. *Zool. Jb. allgem. Zool.* **67**, 1–64.
- SAUBERER, F. & DIRMHIRN, I., 1958. Das Strahlungsklima. In: Steinhauser, F., Eckel, O. & Lauscher, F., Klimatographie von Österreich. *Öst. Akad. Wiss., Denkschr. Gesamtkad.* **3**, 13–102.

*Diskussion im Anschluß an den Vortrag KNÖTIG*

HEUSNER: Haben Sie die Verdunstung von Wasserdampf, die durch die Strahleneinwirkung bedingt ist, in Betracht gezogen?

KNÖTIG: Die Strahleneinwirkung beeinflusst die Verdunstung nur indirekt, nämlich dadurch, daß der absorbierte Teil der einfallenden Strahlung eine Erwärmung des Tierkörpers zur Folge hat. Die jeweils aktuelle Körpertemperatur wurde der Berechnung der Verdunstungsmenge zugrunde gelegt.

KRÜGER: Bei den Messungen von REICHLING (1957) hatten die Tiere die umgebende Lufttemperatur angenommen. Die Verdampfung kann auch in diesen Versuchen als abhängig nur von der Körpertemperatur angenommen werden.

KNÖTIG: Ja, es ist nur die Körpertemperatur maßgebend für die Verdunstung.

PRECHT: Ich möchte in diesem Zusammenhang auf die Arbeiten des russischen Forschers B. P. USCHAKOW hinweisen (z. B.: 1960, *Zool. Jb., [System.]*, **87**, 507). Anlässlich des Lenin-grader Symposions zeigte er einen Film über das Leben einiger Wüsteneidechsen. Kurz vor Erreichung ihrer Letaltemperatur graben sie sich in den Sand ein. Werden sie daran gehindert, so sterben sie rasch.

URICH: Welche Körpertemperaturen haben Sie bei Ihren Tieren gemessen?

KNÖTIG: Die Körpertemperatur lag meistens zwischen 30° und 36° C.