

# Energiefluß und Informationsfluß als komplementäre Anteile jeder Wechselwirkung zwischen Organismus und Umwelt

HELMUT KNÖTIG

*Biophysikalische Forschungsstelle Wien, Wien, Österreich*

**ABSTRACT: Energy flow and information flow as complementary parts of every interaction between organism and environment.** One can formulate the statement contained in the title in two different ways, the one having a physical meaning only, the other having a biological meaning too. By using ideas of information theory the second sentence reads: In each interaction between an organism and its environment a flow of energy and a flow of information may be distinguished as different aspects of the same process. In connection with the proposed formulation of a new definition for "stimulus" it is to be recognized the use of the above sentence is advantageous. This will be illustrated by two ecological examples.

## EINLEITUNG

Die im Titel der Arbeit enthaltene Behauptung lautet scharf formuliert: „Alle Vorgänge zwischen einem Lebewesen und seiner Umwelt lassen sich im zahlenmäßig erfaßbaren Bereich vollständig auf zwei Grundkategorien – Energiefluß und Informationsfluß – zurückführen“, oder weniger scharf formuliert: „An jedem Vorgang zwischen einem Lebewesen und seiner Umwelt lassen sich Energiefluß und Informationsfluß als verschiedene Seiten desselben Vorganges unterscheiden.“ Für diese Behauptung kann im vorliegenden Rahmen kein exakter Beweis erbracht werden; es wird aber an Beispielen zu zeigen versucht, daß es sinnvoll ist, eine derartige Behauptung aufzustellen. Die Beispiele entstammen dem Bereich der „abiotischen Faktoren“ (SCHWERDTFEGER 1963, p. 43).

## DEFINITIONEN

### Informationstheoretische Grundbegriffe

Für eine Reihe der abiotischen Faktoren ist die aufgestellte Behauptung auch in ihrer schärferen Formulierung relativ leicht verständlich. Zur sachgerechten Behandlung dieser Frage erscheint es aber wichtig, die Begriffe „Nachricht“, „Zeichen“, „In-

formationsgehalt“, „Informationsfluß“ (für deren eingehendere Behandlung vor allem auf ZEMANEK 1959 und MÜLLER 1964 verwiesen sei) und einige ähnliche einerseits und den Begriff „Reiz“ andererseits näher zu betrachten. Betont sei, daß es sich bei der ersten Gruppe nur um Erläuterungen handeln kann, die für den vorliegenden Zweck voraussichtlich ausreichen.

Eine „Nachricht“ ist eine Kombination von „Zeichen“ (eine „Zeichenserie“) aus einem „Alphabet“ (oder einer „Liste der Zeichen“), die zur Übermittlung zwischen einem „Referenten“ und einem „Empfänger“ bestimmt ist. Als Referent wird hierbei das verstanden, worauf im Zeichen verwiesen wird, also entweder was es anzeigt („Quelle“) oder was es bezeichnet („Bedeutung“). Unter Empfänger wird ein Bewußtsein oder ein äquivalentes (bewußtseinsanaloges) System verstanden.

Als Zeichen zu verstehen sind die verschiedensten Arten von Buchstaben, Ziffern, Satzzeichen, Figuren, Mustern oder Rhythmen beziehungsweise ganz allgemein alle raumzeitlichen Strukturen, die der Empfänger zu unterscheiden und zu ordnen vermag. Das Alphabet oder die Liste der Zeichen ist die durch Übereinkommen festgelegte Gesamtheit der Zeichen.

Die durch ein Zeichen übertragene „Information“ (sein „Informationsgehalt“) hängt ab von der Wahrscheinlichkeit beziehungsweise Unwahrscheinlichkeit seines Auftretens an einer bestimmten Stelle (also von der Häufigkeit seines Auftretens in den Zeichenserien oder – nach MEYER-EPLER [1959, p. 62] – seiner Belegungsdichte). Der nach MEYER-EPLER einem bestimmten Zeichen zuzuordnende „partielle Informationsgehalt“  $H(b)$  hat also der Beziehung zu genügen:

$$H(b) = f\left(\frac{1}{p_b}\right)$$

wobei  $p_b$  die Wahrscheinlichkeit (relative Häufigkeit, Belegungsdichte) des bestimmten Zeichens und  $f$  eine monoton wachsende Funktion sei.

Aus verschiedenen Gründen wird allgemein eine logarithmische Funktion als adäquat empfunden, und zwar wird heute praktisch ausschließlich der Logarithmus zur Basis 2 (Logarithmus dualis = ld) verwendet:

$$H(b) = \text{ld} \frac{1}{p_b} = -\text{ld} p_b$$

(vgl. außer MEYER-EPLER auch MÜLLER 1964, Stichwort „Information“).

Wird nach dem „(mittleren) Informationsgehalt“ eines beliebigen Zeichens  $H(Z)$  gefragt, so gilt natürlich (wenn das Alphabet  $k$ -Zeichen umfaßt):

$$H(Z) = \sum_{i=1}^k p_i \cdot \text{ld} \frac{1}{p_i} = - \sum_{i=1}^k p_i \cdot \text{ld} p_i$$

Der Informationsgehalt einer aus  $n$ -Zeichen bestehenden Nachricht (Zeichenserie) beträgt dann:

$$H(nZ) = n \cdot \sum_{i=1}^k p_i \cdot \text{ld} \frac{1}{p_i} = -n \cdot \sum_{i=1}^k p_i \cdot \text{ld} p_i$$

Da die BOLTZMANNsche Entropieformel

$$S = k \cdot \ln W$$

lautet (wobei  $\ln$  = Logarithmus naturalis,  $W$  = thermodynamische Wahrscheinlichkeit, das heißt die Anzahl von gleichwahrscheinlichen mikroskopischen Realisierungsmöglichkeiten eines makroskopischen Zustandes [WESTPHAL 1952, Stichwort „Boltzmann-Prinzip“],  $k$  = Boltzmann-Konstante), wird „Information“ häufig mit „Entropie“ in Verbindung gesetzt. Da zunehmende Entropie ein Maß für zunehmende Ungeordnetheit, zunehmende Information ein Maß für zunehmende Ordnung ist, wurde von BRILLOUIN (1956) der Informationsgehalt mit der negativen Entropie oder Negentropie gleichgesetzt. Auch WIENER (1963) sagt (p. 100): „... und diese Information stellt ... eine negative Entropie dar.“ Ebenso sagt WALLIS (1963, p. 74): „Entscheidend ist die Äquivalenz von Information und negativer Entropie, BRILLOUINS ‚Negentropieprinzip‘.“ Leider setzte SHANNON, der nach ZEMANEK (1959, p. 48) „die Ungeordnetheit der Informationsquelle im Auge“ hatte, „Informationsgehalt“ mit „Entropie“ gleich (was auch von ZEMANEK bedauert wird). Natürlich folgten vor allem die amerikanischen Nachrichtentechniker in breiter Front, so daß MEYER-EPPLER (1959, p. 61) resigniert: „Da die Bezeichnung (Entropie) sich jedoch in der Nachrichtentechnik inzwischen weitgehend durchgesetzt hat, muß man sie notgedrungen beibehalten.“ Wie oben gesagt, stimmen gewichtige Ansichten dem nicht bei. Rein formal wäre auf alle Fälle zu bemerken, daß erstens die Reziprozität der beiden Begriffe durch das Vorzeichen zum Ausdruck kommt:

$$\ln W \quad \text{gegenüber} \quad -\ln p \quad (= \ln \frac{1}{p})$$

und zweitens die Entropie (durch den Faktor  $k$ , die Boltzmann-Konstante) mit der Dimension „Energie · Temperatur<sup>-1</sup>“ behaftet ist, während dem Informationsgehalt die Dimension „bit“ zukommt.

Entscheidend ist die Definition des „Informationsflusses“ (IF) als Information je Zeiteinheit<sup>1</sup>:

$$\text{IF} = \frac{H}{T} \quad (\text{in „bit} \cdot \text{s}^{-1}\text{“})$$

wobei  $T$  die zur Realisierung der Information  $H$  notwendige Zeitspanne bedeutet.

Wird die Information auf die Einheit von ein, zwei oder drei Raumdimensionen bezogen, so spricht man von „Informationsdichte“ (ID), die in „bit · cm<sup>-1</sup>“, „bit · cm<sup>-2</sup>“ oder „bit · cm<sup>-3</sup>“ ausgedrückt wird.

Wird die Informationsdichte auf die Zeiteinheit bezogen, so erhält man die „Informationsflußdichte“ (IFD), die in „bit · cm<sup>-1</sup> · s<sup>-1</sup>“ oder „bit · cm<sup>-2</sup> · s<sup>-1</sup>“ oder „bit · cm<sup>-3</sup> · s<sup>-1</sup>“ ausgedrückt wird<sup>2</sup>.

<sup>1</sup> Zum konkreten Betrag des Informationsgehaltes sei noch bemerkt, daß bei komplexen Nachrichten durch „Superzeichenbildung“ (oder „Superierung“) normalerweise eine Verminderung des Gesamtbetrages des Informationsgehaltes der Nachricht eintritt.

<sup>2</sup> Bei der realen Übertragung eines Informationsgehaltes ist damit zu rechnen, daß nur ein Teil den Empfänger richtig erreicht. Dieser Teil wird „Transinformation(sgehalt)“ genannt. Entsprechend ist der „Transinformationsfluß“ definiert. Die von der Quelle angebotene Information wird dann zum „Informationsangebot“.

## Der Begriff „Reiz“

Für die Diskussion des Begriffes „Reiz“ seien zunächst eine Reihe vorliegender Definitionen (in chronologischer Reihenfolge) betrachtet:

(1) „Die Fähigkeit, auf Veränderungen (Reize) der Außenwelt, d. h. von außen einwirkende Energie, mit Veränderung ihres Verhaltens zu reagieren, d. h. wieder Energie, wenn auch nicht in gleicher Qualität und Quantität zu produzieren, ist die Grundeigenschaft der lebenden Substanz, und alle an dieser beobachteten Vorgänge und Energieumwandlungen – auch diejenigen des Stoffwechsels und der Fortpflanzung – sind letzten Endes als Reizreaktion aufzufassen.“ (STEMPELL, KOCH 1923, p. 436.)

(2) „Reize sind Vorgänge, die dem reizbaren Gebilde Energien zuführen oder entziehen.“ (CLAUS, GROBBEN & KÜHN 1932, p. 45; KÜHN 1959, p. 131.)

(3) „Die Überführung des Ruhe- in den Erregungszustand setzt bestimmte Einwirkungen auf die lebendige Substanz voraus, die man als Reize bezeichnet. Nicht jede Einwirkung schlechthin wirkt erregungsauslösend; um zum Reiz zu werden, muß sie (von Stärke und zeitlichem Verlauf abgesehen) besonders geartet sein und das Gefüge des lebenden Gebildes in ganz bestimmter Weise zu verändern vermögen.“ (DITTLER 1933, p. 329.)

(4) „Die beste scheint einstweilen die zu sein, daß ein Reiz ein physikalisches oder chemisches Agens ist, welches der Sinneszelle entweder Energie zuführt oder ihr entzieht.“ (v. BUDDENBROCK 1952, p. 11.)

(5) „The essential elements of the sense organs are the receptor cells which responds to physical and chemical disturbance and transmit information about it to the central nervous system.“ (ADRIAN 1959, p. 365.)

(6) „Alle physikalisch-chemisch faßbaren Tatbestände außerhalb oder innerhalb eines Organismus, die erregbare Funktionseinheiten (spez. Rezeptoren) erregen.“ (MÜLLER 1964, Stichwort „Reiz, physiologischer.“)

(7) „Die Tiere besitzen allgemein die Fähigkeit auf Reize, d. h. auf bestimmte Veränderungen der Umgebung oder des eigenen Körpers, zu reagieren.“ (SCHLIEPER 1965, p. 175.)

(8) „Wenn ein Umwelteinfluß eine biologische Reaktion auslöst, so nennen wir ihn einen ‚Reiz‘, ...“ (REICHEL & BLEICHERT 1966, p. 12.)

Den Definitionen (oder besser: Erläuterungen) (1) und (3) ist außer ihrem relativ hohen Alter und dem Gebrauch des zumindest heute befremdlichen Ausdruckes „lebende Substanz“ noch gemeinsam, daß sie Reize als (irgendwelche) Veränderungen der Außenwelt, beziehungsweise als besonders geartete Einwirkungen „charakterisieren“, das heißt Reize als Vorgänge zwischen Reizempfänger und Umgebung ansprechen, ohne die Art dieser Vorgänge eindeutig – oder auch nur näher – zu bestimmen. Definition (5) schränkt (entsprechend dem Gegenstand des Werkes) die Reizempfänger auf die Rezeptoren der Sinnesorgane ein und sieht einen Reiz in einer physikalischen und chemischen Störung dieser Rezeptoren. Anders formuliert muß das wohl heißen, daß ein Reiz dann vorliegt, wenn von außen eine – physikalische oder chemische – Einwirkung auf die physikalische und chemische Ordnung des Rezeptors erfolgt. Definitionen (6) und (8) kennzeichnen den Reiz durch die auf ihn folgende Reizbeantwortung. Allerdings müßte zur Unterscheidung der „Reaktion“ von anderen Vorgängen

in einem Lebewesen wieder der Reiz als auslösendes Moment herangezogen werden. Definition (7) spricht auch wieder nur von „bestimmten“ Veränderungen, ohne zu bestimmen, welcher Art diese Veränderungen sein müssen, um als Reiz zu gelten.

Aus allen bisher besprochenen Definitionen läßt sich nur eine Aussage ableiten: bei einem Reiz handelt es sich um einen Vorgang zwischen Reizempfänger und der Umgebung – sei es nun die Außenwelt des Organismus oder die innerhalb des Organismus gelegene Umgebung der erregbaren Funktionseinheit. Eine Unterscheidungsmöglichkeit zwischen den als Reiz gewerteten Vorgängen und anderen zwischen Reizempfänger und Umgebung vor sich gehenden Vorgängen wird aber in keinem Falle gegeben.

Auch die Definitionen (2) und (4) scheinen zunächst inhaltsleer zu sein: Es gibt ja wohl kaum einen Vorgang — mindestens im naturwissenschaftlichen Sinne — der nicht mit einer Energieübertragung in der einen oder anderen Richtung verbunden wäre. Immerhin ist die Formulierung dieser Definitionen etwas straffer als die der anderen. Sicher richtig ist natürlich die Umkehrung des Satzes: „Es gibt (im naturwissenschaftlichen Sinne) keine Vorgänge – und damit keine Reize –, die nicht mit einem Energieübergang verbunden wären.“ Aus der positiven Aussage der KÜHNSCHEN Reizdefinition wäre aber – unter Zustimmung zu dem obigen Postulat „Jeder Vorgang im naturwissenschaftlichen Sinne bedeutet eine Energieübertragung in der einen oder anderen Richtung“ – die Konsequenz zu ziehen: „Jeder Vorgang zwischen einem reizbaren Gebilde und seiner Umgebung ist ein (mindestens potentieller) Reiz.“ Dieser Satz widerspricht nicht dem oben angeführten Konzentrat aus den Definitionen (1), (3), (5), (6), (7), (8): „Ein Reiz ist ein Vorgang zwischen dem Reizempfänger und seiner Umgebung.“

„Mindestens potentiell“ muß ein dermaßen charakterisierter Reiz auch dann heißen, wenn wir nicht verlangen, daß der als Reiz *w i r k s a m e* Vorgang eine sofortige, beobachtbare Reizbeantwortung nach sich zieht: Es gibt sicher einerseits Vorgänge, die dem reizbaren Gebilde zuwenig Energie zuführen oder entziehen um von diesem registriert werden zu können, und andererseits Vorgänge, deren raumzeitliche Struktur keine für das reizbare Gebilde unterscheidbaren Elemente (Zeichen) liefert. Sicher erscheint es zunächst unbefriedigend, daß (unter Beachtung der eben erwähnten quantitativen Grenze) „Jeder Vorgang . . . ein . . . Reiz“ sein soll. Bisher ist dem Autor jedoch noch keine Definition des Begriffes „Reiz“ bekanntgeworden, die – nochmals abgesehen von der quantitativen Grenze – solche Vorgänge zwischen Reizempfänger und Umgebung, die als Reiz wirken, von anderen Vorgängen zwischen Reizempfänger und Umgebung, die nicht als Reiz wirken, eindeutig trennt.

Wenn man aber die These „An jedem Vorgang zwischen einem Lebewesen und seiner Umwelt lassen sich Energiefluß und Informationsfluß als verschiedene Seiten desselben Vorganges unterscheiden“ annimmt, dann läßt sich der Satz „Jeder Vorgang zwischen einem reizbaren Gebilde und seiner Umgebung ist ein (mindestens potentieller) Reiz“ für Reize, deren Quelle außerhalb eines Lebewesens liegt, in eine viel annehmbarere Form bringen. Gesteht man auch für Vorgänge innerhalb des Körpers zu, daß jeder von ihnen sowohl mit Energiefluß wie auch mit Informationsfluß verbunden ist, könnte man allgemein definieren: „Ein Reiz ist der mit einem Vorgang zwischen einem reizbaren Gebilde und dessen Umgebung gegebene Informationsfluß (Transinformationsfluß) von der Umgebung zu dem reizbaren Gebilde.“ Man könnte auch definieren: „Als Reiz ist ein Vorgang zwischen einem reizbaren Gebilde und dessen Umge-

bung dann und insoweit zu bezeichnen, als der durch diesen Vorgang gegebene Informationsfluß (Transinformationsfluß) von der Umgebung zu dem reizbaren Gebilde in Rede steht.“ Man könnte dann noch — etwas unscharf — einen „Reiz im eigentlichen Sinne“ oder „einen typischen Reiz“ definieren als „Vorgang, bei dem der Informationsfluß (von der Umgebung zu dem reizbaren Gebilde) im Vordergrund steht gegenüber dem Energiefluß.“

Zu der oben erwähnten quantitativen Grenze, unterhalb derer ein Vorgang nicht mehr als Reiz wirksam wird, wäre noch nachzutragen, daß diese Grenze je nach der Situation schwankt: Die Struktur der Energieübertragung (des betreffenden Vorganges) muß für das reizbare Gebilde realisierbare Möglichkeiten der Konstituierung von Zeichen bieten. Die Mindestgröße, Mindestintensität etc. der als Zeichen verwertbaren Strukturelemente (ZEMANEK 1959, p. 18: „... raumzeitliche Strukturen, die der Empfänger zu unterscheiden und zu ordnen vermag“) kann hierbei unter verschiedenen Bedingungen verschieden sein.

In diesem Zusammenhang darf vielleicht noch darauf hingewiesen werden, daß die Festsetzung des Informationsgehaltes als logarithmische Funktion der reziproken relativen Häufigkeit (Belegungsdichte) bedeutet, daß bei stereotyper Darbietung eines Zeichens sein Informationsgehalt Null wird: Tatsächlich ist es eine bekannte Tatsache, daß vor allem Änderungen in der Beziehung des reizbaren Gebildes zur Außenwelt als Reiz wirken (Definitionen [1] und [7]). Teilweise wird sogar behauptet, daß nur solche Änderungen als Reiz wirksam werden, während gleichbleibende Faktorenintensitäten als Reiz gänzlich unwirksam wären.

#### DIE BEIDEN FORMULIERUNGEN DES BEHAUPTETEN SATZES

Die Verbindung eines Tieres (Lebewesens) mit seiner Umwelt geschieht in einer Reihe von Wechselbeziehungen. Die Physiologie behandelt diese Wechselwirkungen als Stoffwechsel-, Energiewechsel- und Reizphysiologie. Mehr physikalisch gesprochen handelt es sich bei diesen Wechselbeziehungen darum, daß Stoffe, „materieungebundene“ Energie und Nachrichten vom Tier aufgenommen beziehungsweise abgegeben werden. Bei Regression auf rein physikalische Beschreibung — ohne Rücksicht auf ihre direkte biologische Bedeutung — ist ein derartiger Aufnahme- oder Abgabevorgang folgendermaßen zu betrachten. Einerseits kann „materieungebundene“ Energie — etwa in Form von Photonenstrahlung (Licht, Wärme) oder von mechanischen Schwingungen aufgenommen oder abgegeben werden. Diese Energieaufnahme beziehungsweise -abgabe geschieht in einer bestimmten raumzeitlichen Verteilung (Struktur). Diese Struktur repräsentiert einen bestimmten Informationsgehalt (Informationsfluß). Neben dieser einen den Vorgang charakterisierenden Maßzahl gibt die aufgenommene oder abgegebene Energiemenge (Energiefluß) die zweite Maßzahl. Zur vollen Beschreibung des Vorganges ist allerdings neben dieser zahlenmäßigen Erfassung noch eine qualitative Komponente — sowohl für die Energieart wie für die Struktur — notwendig.

Andererseits kann ein chemischer Stoff aufgenommen oder abgegeben werden. Dieser Stoff führt normalerweise eine gewisse Menge (durch den Organismus) freisetzbarer Energie (thermische, chemische Energie) mit sich. Nach Freisetzung aller vom

Organismus freisetzbaren Energie ist er als ein System mit einer gewissen Anordnung kleinster Massen (Elementarteilchen) und einer gewissen Menge vom Organismus nicht verwertbarer Energie anzusehen. Diese Anordnung (Struktur) repräsentiert wieder einen gewissen Informationsgehalt. Die genannten Massen hingegen sind nach der EINSTEIN-Gleichung ( $E = m \cdot c^2$ ) bestimmten Energiemengen äquivalent. Abgesehen von der qualitativen Komponente gilt also: Stoffwechsel = Energiefluß + Informationsfluß.

Auf diese radikale Weise wäre nun also jede Wechselwirkung zwischen Organismus und Umwelt – abgesehen von der qualitativen Komponente – auf die beiden komplementären Größen Energiefluß und Informationsfluß reduziert. Freilich wird normalerweise – da ja die Masse-Energie-Äquivalenz im biologischen Bereich keinerlei Bedeutung hat – der Materialfluß als dritte Größe erscheinen. Immer aber wird dem (Material- und) Energiefluß auf der einen Seite der Informationsfluß auf der anderen Seite gegenüberstehen. Ökologische Faktoren sind also jeweils sowohl im Hinblick auf die Reizwirkung wie auch auf die Energiebilanz zu betrachten.

Von den abiotischen Faktoren können beispielsweise zum zuerstgenannten Typ von Wechselwirkungen (ohne Stoffwechsel) gezählt werden: Licht- und Wärme(strahlung), Luftschwingung, Luftströmung, Flüssigkeitsschwingung, Flüssigkeitsströmung. Hier ist leicht einzusehen, daß es sich nur um Energie- und Informationsübertragung handelt.

Zum zweiten Typ von Wechselwirkungen (mit Stoffwechsel) sind beispielsweise zu zählen: „Feuchte“ (Wassergehalt der Luft und des Bodens) und Sauerstoffgehalt der Luft, des Wassers oder des Bodens. Hier (und ebenso bei den trophischen Faktoren) ist der zunächst ins Auge springende Teil der Wechselwirkung die Stoffübertragung. Es ist also zunächst die weniger scharfe Formulierung ins Auge zu fassen: „An jedem Vorgang zwischen einem Organismus und seiner Umwelt sind sowohl Energieübertragung wie Informationsübertragung (auch) beteiligt.“ Zur schärferen Formulierung käme man – wie oben dargelegt – durch Überschreitung der Grenze der Biologie zur Physik.

Es sei jedoch noch einmal darauf hingewiesen, daß diese schärfere Formulierung für den biologischen Bereich eigentlich bedeutungslos ist, während die weniger radikale Formulierung schon bei der Definition des Begriffes „Reiz“ wertvolle Dienste leistete.

## PRAKTISCHE BEISPIELE

### Diskussion HERTER-BOGERT

An Hand von zwei Beispielen sei die Verwendbarkeit des behaupteten Satzes „An jedem Vorgang zwischen einem Lebewesen und seiner Umwelt lassen sich Energiefluß und Informationsfluß als verschiedene Seiten desselben Vorganges unterscheiden“ dargelegt.

Bei dem ersten Beispiel handelt es sich um die Kontroverse zwischen HERTER und BOGERT über den Aussagewert der „Vorzugstemperatur“ (VT), und zwar besonders bei Untersuchungen an Eidechsen.

Seit den frühen zwanziger Jahren dieses Jahrhunderts setzen Zoologen verschiedene Tiere auf Metallschienen, die ein künstlich geschaffenes Temperaturgefälle aufweisen („Temperaturorgeln“), und notieren die Temperaturwerte dieser Unterlage an der Stelle, wo sich die Tiere bevorzugt aufhalten. Der Mittelwert aus einer Reihe solcher Werte wird VT (Vorzugstemperatur) genannt (z. B. HERTER 1924, 1934, 1936, KNÖTIG 1959). BOGERT (1949) schreibt allerdings (p. 203): “It must be emphasized at this point that the preferred substratum temperatur (or VT) of HERTER is by no means the same as the preferred body temperatur, henceforth referred to as the PBT, to indicate the ‘normal activity range’, a zone of preference, the mean of which is readily expressed quantitatively. The value of this distinction is perhaps best illustrated by pointing out that the PBT of a small juvenile lizard of a given species is the same as that of a large adult, while the VT (which will be rendered below as the ‘preferred substratum temperatur’, abbreviated as PST) is significantly lower than that of the adult. The reason for this is that a warm substratum heats a small individual faster than a large one, the difference depending in part on the temperature and rate of movement in the air.” Im Anschluß daran legt BOGERT ausführlich dar, daß für das Tier nur die Körpertemperatur von Bedeutung sei und daher die VT-Untersuchungen wegen zu geringen Aussagewertes abzulehnen seien.

Auf den ersten Blick scheint BOGERT allein im Recht zu sein, doch läßt eine nähere Untersuchung diese Meinung in einem etwas anderen Lichte erscheinen. Zunächst sei zugestimmt, daß einerseits für das Tier selbst seine Körpertemperatur relevant ist und andererseits die Untersuchungen HERTERS methodische Mängel aufwiesen. Zum zweiten Einwand zuerst: Keine Methode wird jemals vollkommen sein (auch BOGERTS Methode der PBT-Feststellung weist natürlich Mängel auf), aber Verbesserungen sind möglich und auch bereits zur Anwendung gekommen (Näheres zu dieser Frage bei KNÖTIG 1959, p. 88).

Der „Körpertemperatur-Sollwert“ kann sicher als erblich fixiert angenommen werden, wobei wohl für verschiedene Situationen verschiedene Absolutwerte anzunehmen sind. Wie kann nun das Tier äußere Gegebenheiten „ausnutzen, um den Körpertemperatur-Sollwert zu erreichen“? (BOGERT 1949, p. 207: “... reptiles manage to maintain the body temperatur within a relatively narrow ‘normal activity range’...”)

Gleichwarme, aber ansonsten verschiedenartige Unterlagen (etwa Erde, Stein, Holz) liefern einen verschiedenen Wärmestrom (Energiefluß). Man denke nur daran, wie „kalt“ sich etwa eine Marmorfläche gegenüber einer Mauerfläche gleicher Temperatur anfühlt. Das Tier konstatiert nicht die Temperatur der Unterlage, sondern den Wärmestrom, der entsprechend den Möglichkeiten der Wärmeableitung in das Körperinnere zu einer größeren oder kleineren Temperaturänderung der Körperdecke und damit der ihr zugehörigen Thermorezeptoren führt. Der Optimalbereich dieses Wärmestromes wird von zwei Seiten her begrenzt: Von oben durch die Bedingung, daß er nicht so groß sein darf, daß gewisse Grenztemperaturen der Thermorezeptoren (und damit der Körperdecke) überschritten würden – von unten durch die Appetenz, den Körper raschestmöglich bis zur Aktivitätstemperatur (Körpertemperatur-Sollwert) zu erwärmen. Bei großer Differenz zwischen Körpertemperatur-Istwert und Sollwert wird also intensiv jener Wärmestrom angestrebt, der durch die obere Schranke gerade noch

möglich ist. Bei geringerer Differenz wird der als akzeptabel empfundene Bereich des Wärmestromes breiter sein.

Für das Tier ist demnach nicht nur der absolute Betrag der zur Erreichung des Körpertemperatur-Sollwertes notwendigen Energiemenge von Bedeutung, sondern ebenso die zeitliche Struktur ihres Überganges von der Umgebung auf den Tierkörper. Dieser Informationsfluß (Reiz) ermöglicht es erst dem Tier, einerseits ohne Schädigung, andererseits aber so rasch wie möglich die für eine Aktivität notwendige Temperatur zu erreichen.

Ein entsprechender Informationsfluß ist für das Tier natürlich auch unentbehrlich, wenn umgekehrt Wärme an die Umgebung abgegeben werden muß (etwa durch entsprechende Exposition gegenüber Luftbewegung zur Erreichung einer genügend hohen Transpirationsrate), um eine Überhitzung zu vermeiden (KNÖTIG 1964).

In der Natur kommt dem Informationsfluß eine noch größere Bedeutung deswegen zu, weil die Lacertiden ihren Wärmebedarf anscheinend mindestens teilweise durch Wärmestrahlung decken müssen (KNÖTIG 1959): Eine Schülerin HERTERS hat Versuche über die Beziehung zwischen dem Einfluß von Sonnenstrahlung und dem Einfluß des Wärmeaustausches des Tierkörpers mit der Unterlage durchgeführt (LUTFI 1936). Unberührt von den theoretischen und methodischen Mängeln dieser Versuche dürften für die untersuchten Eidechsen doch zu Recht folgende Ergebnisse ableitbar sein: (1) Bei Wahlmöglichkeiten bevorzugen die Tiere die Energiezufuhr aus Wärme-(Sonnen-)strahlung gegenüber der durch Wärmeaustausch (vor allem Wärmeleitung, da die Strahlungsbilanz normalerweise nur geringes Übergewicht der von der Unterlage kommenden Strahlung gegenüber der vom Tierkörper ausgehenden Strahlung bringt) mit der Unterlage, wenn sie hierbei ihren Körpertemperatur-Sollwert nicht überschreiten. (2) Die Tiere suchen ihre VT-Zone im Schatten auf, wenn sie von der Unterlage und von der Sonne zusammen entweder zuviel Wärme aufnehmen müßten oder zuwenig Wärme erhielten (während im Schatten die Bodentemperatur ihren VT-Bereich bietet).

Es dürfte damit sowohl HERTER wie BOGERT in je ihrem Bereich rechtzugeben sein: Dem physiologischen Problem (welche Körpertemperatur-Sollwerte kommen den einzelnen Arten zu und welche Energiemengen sind bei verschiedenen Umweltbedingungen zu ihrer Aufrechterhaltung jeweils notwendig) steht das ökologische Problem gegenüber (von welchen Quellen bezieht das Tier die notwendigen Energiemengen und wohin gibt es die überschüssigen Energiemengen ab; wie ist der Informationsfluß [Reiz] beschaffen, der das Tier die entsprechenden Quellen finden läßt). Beide Probleme sind legitime Objekte zoologischer Forschung. Beim ersten werden die Körpertemperatur-Sollwerte und der Energiefluß im Vordergrund stehen, beim zweiten HERTERS VT und der Informationsfluß.

### Populationsabhängiger Informationsfluß bei *Lacerta vivipara*

Das zweite Beispiel betrifft eigene VT-Untersuchungen an *Lacerta vivipara* von zwei verschiedenen Lokalitäten (Schneeberg, Gebirgsbiotop; Neusiedlersee-Ostufer,

Steppenbiotop), bei denen nicht nur die entsprechenden Temperaturmessungen an der Metallschiene der Temperaturorgel durchgeführt, sondern auch die Zeitpunkte registriert wurden, wann das Untersuchungstier sich zur Ruhe legte oder den gewählten Platz verließ. Es sollten nämlich die aus den Bodentemperaturwerten allein gebildeten (ungewogenen) Mittelwerte mit den mit der Liegedauer gewogenen Mittelwerten der Bodentemperatur verglichen werden. Darüber hinaus wurden gleichzeitig noch Körpertemperatur, Herzschlagfrequenz und Atemfrequenz gemessen (KNÖTIG 1959).

Das – nach HERTER nicht zu erwartende – Ergebnis war, daß die Mittelwerte (sowohl die ungewogenen wie die gewogenen) der Bodentemperatur keine signifikanten Unterschiede zwischen den beiden Populationen zeigten. Aber auch die Mittelwerte der Körpertemperatur wiesen keine signifikanten Unterschiede auf. Ein anderer Unterschied aber war während der Versuche ins Auge springend: Schneeberg-Tiere bleiben im Durchschnitt viel weniger lang auf den von ihnen gewählten Plätzen liegen als Neusiedlersee-Tiere. Um dieses Faktum zahlenmäßig erfassen zu können, wurde ein

„Bewegungsquotient“  $(= \frac{\text{durchschnittliche Lokomotionsdauer}}{\text{durchschnittliche Liegedauer}})$  gebildet. Nun fand

sich ein hochsignifikanter Unterschied zwischen den Populationen. Durch zusätzliche Untersuchungen wurde versucht, eine Erklärung für diesen Befund zu finden. Unter fünf zunächst möglich erscheinenden Hypothesen wurde schließlich diejenige als zutreffend angesehen, die besagt: Der auffälligste Unterschied der (ebenfalls untersuchten) Biotope der beiden Populationen liegt in der außerordentlich verschiedenen Frequenz der Intensitätsschwankungen der meteorologischen Elemente. Darüber hinaus dürfte auch der Unterschied in der Bodengestaltung und -bedeckung für die untersuchten Tiere von Bedeutung sein. Die genannten Eigenschaften der beiden Biotope wirken dahin, daß der Informationsfluß (oder zumindest das Informationsangebot) bei den Schneeberg-Tieren viel größer ist als bei den Neusiedlersee-Tieren. Wenn nun – auf Grund verschiedener Untersuchungsergebnisse und Überlegungen – postuliert wird, daß der (erblich fixierte) Sollwert des zentralen Erregungsniveaus bei beiden Populationen gleich ist, muß daraus gefolgert werden, daß bei den Schneeberg-Tieren dem gleichen Informationsfluß ein kleinerer zentripetaler Erregungsfluß zugeordnet ist als bei den Neusiedlersee-Tieren. Dies kann auf verschiedene Art zustande kommen, etwa durch verschiedene Superzeichenbildung in den einzelnen Instanzen.

Wird diese Hypothese angenommen, so ist das beobachtete Ergebnis (starke Unterschiede der Bewegungsquotienten bei gleicher Umwelt) daraus logisch zu folgern: Bei einer bestimmten, gleichbleibenden Umgebung (Untersuchungsraum) und gleichem Bewegungsquotienten – also insgesamt bei gleichem Informationsfluß – resultiert bei den Schneeberg-Tieren eine geringere zentrale Erregung als bei den Neusiedlersee-Tieren. Es wird bei den Erstgenannten also viel eher ein Defizit des zentralen Erregungsniveau-Istwertes gegenüber dem Sollwert auftreten als bei den Letztgenannten. Um den Informationsfluß – und damit den zentripetalen Erregungsfluß – zu steigern, kann das auf der Temperaturorgel befindliche Tier nur die Anzahl der Spontanlokomotionen erhöhen beziehungsweise ausdehnen: Durch die damit zwangsläufig verbundenen Umweltmuster-Änderungen kommen exterozeptive Reize (Informationen

von der Umwelt) und außerdem noch propriozeptive Reize durch die Muskelbewegungen (Informationen aus dem Körperinneren) zustande.

In der hier verwendeten Terminologie läßt sich das Ergebnis also kurz folgendermaßen ausdrücken: Der gleiche (während der Versuche unter Kontrolle gehaltene) Energiefluß ergibt gleiche Reaktionen (gleiche Körpertemperatur). Der gleiche Informationsfluß (der während der Versuche bei gleichem Bewegungsquotienten gegeben ist) ergäbe ungleiche Reaktionen (ungleiche Istwerte des zentralen Erregungsniveaus). Bezüglich Einzelheiten wird auf KNÖTIG (1957) verwiesen.

### ZUSAMMENFASSUNG

1. Für den Begriff „Informationsfluß“ und die mit ihm zusammenhängenden Begriffe werden Erläuterungen („Definitionen“) aus der Literatur zusammengestellt.
2. Der Begriff „Reiz“ wird diskutiert und neue Formulierungen einer Definition unter Zuhilfenahme des Begriffes „Informationsfluß“ werden vorgeschlagen.
3. Durch die allgemein übliche Definition des „Informationsgehaltes“ als logarithmische Funktion (der reziproken relativen Häufigkeit der „Zeichen“) kommt bei Annahme einer der vorgeschlagenen Definitionsformulierungen für den Begriff „Reiz“ zugleich die Tatsache adäquat zum Ausdruck, daß als Reiz vor allem (wenn nicht ausschließlich) *A n d e r u n g e n* der Umweltsituation wirksam werden: Wenn ausschließlich ein bestimmtes Zeichen (oder Superzeichen) dargeboten wird, so konvergiert seine relative Häufigkeit gegen 1, damit die reziproke relative Häufigkeit ebenfalls gegen 1 und der Ausdruck  $\log \frac{1}{p}$ , beziehungsweise  $\text{ld} \frac{1}{p}$  gegen 0.
4. Die im Titel der Arbeit angedeutete Behauptung wird in zwei Varianten formuliert: (a) „An jedem Vorgang zwischen einem Lebewesen und seiner Umwelt lassen sich Energiefluß und Informationsfluß als verschiedene Seiten desselben Vorganges unterscheiden.“ (b) „Alle Vorgänge zwischen einem Lebewesen und seiner Umwelt lassen sich im zahlenmäßig erfassbaren Bereich vollständig auf zwei Grundkategorien – Energiefluß und Informationsfluß – zurückführen.“
5. Die beiden Varianten werden diskutiert. Es wird gezeigt, daß die schärfere der beiden Varianten zwar bei rein physikalischer, nicht aber bei biologischer Betrachtungsweise Bedeutung hat.
6. Die Verwendbarkeit des behaupteten Satzes in seiner weniger scharfen Formulierung wird an zwei Beispielen der terrestrischen Autökologie dargelegt.

### ZITIERTE LITERATUR

- ADRIAN, LORD E. B., 1959. Sensory mechanisms – introduction. *In: Handbook of physiology.* Section 1. Neurophysiology. Ed. by A. W. Magoun & V. E. Hall. Am. Physiol. Soc., Washington, D. C., 1, 365–367.
- BOGERT, C., 1949. Thermoregulation in reptiles, a factor in evolution. *Evolution*, N. Y. 3, 195–211.
- BRILLOUIN, L., 1951. Information and entropy. *J. appl. Phys.* 22, 334–343.  
— 1956. Science and information theory. Acad. pr., New York, 320 pp.

- BUDDENBROCK, W. VON, 1952. Vergleichende Physiologie. Bd 1. Sinnesphysiologie. Birkhäuser, Basel, 504 pp.
- CLAUS, C., GROBEN, K. & KÜHN, A., 1932. Lehrbuch der Zoologie. 10. Aufl. Springer, Berlin, 1123 pp.
- DITTLER, R., 1933. Reizbarkeit tierischer Gewebe. In: Handwörterbuch der Naturwissenschaften. 2. Aufl. G. Fischer, Jena, 8, 329–353.
- HERTER, K., 1924. Untersuchungen über den Temperatursinn einiger Insekten. *Z. vergl. Physiol.* 1, 221–228.
- 1934. Eine verbesserte Temperaturorgel und ihre Anwendung auf Insekten und Säugetiere. *Biol. Zbl.* 54, 487–507.
- 1936. Das thermotaktische Optimum bei Nagetieren, ein mendelndes Art- und Rassenmerkmal. *Z. vergl. Physiol.* 23, 605–650.
- KNÖTIG, H., 1957. Zeitstruktur als Einpassungsfaktor. *Zool. Anz. (Suppl. Bd)* 21, 304–330.
- 1959. Physiologischer Vergleich artgleicher Tiere (*Lacerta vivipara*) aus Gebirge (Schneeberg) und Steppe (Neusiedlersee-Ostufer). Wien, Phil. Diss., 148 pp.
- 1964. Energie-Bilanz eines Poikilothermen (*Lacerta vivipara*). *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 9, 261–273.
- KÜHN, A., 1959. Grundriß der allgemeinen Zoologie. 13. Aufl. G. Thieme, Stuttgart, 289 pp.
- LUTFI, M., 1936. Das thermotaktische Verhalten einiger Reptilien. Berlin, Phil. Diss., 35 pp.
- MEYER-EPPLER, W., 1959. Grundlagen und Anwendungen der Informationstheorie. Springer, Berlin, 446 pp.
- MÜLLER, A. (Hrsg.), 1964. Lexikon der Kybernetik. Schnelle, Quickborn, 224 pp.
- REICHEL, H. & BLEICHERT, A., 1966. Leitfaden der Physiologie des Menschen. 2. Aufl. Enke, Stuttgart, 451 pp.
- SCHLIEFER, C., 1965. Praktikum der Zoophysiology. 3. Aufl. G. Fischer, Stuttgart, 318 pp.
- SCHWERDTFEGER, F., 1963. Ökologie der Tiere. Bd 1. Autökologie. Parey, Hamburg, 461 pp.
- STEMPELL, W. & KOCH, A., 1923. Elemente der Tierphysiologie. 2. Aufl. G. Fischer, Stuttgart, 762 pp.
- WALLIS, G., 1963. Zur Anwendung des 2. Hauptsatzes der Thermodynamik auf selbstorganisierende Systeme. In: Mathematische und physikalisch-technische Probleme der Kybernetik. Akademie-Verl., Berlin, 73–79.
- WESTPHAL, W. H., 1952. Physikalisches Wörterbuch. Springer, Berlin, 795 pp.
- WIENER, N., 1963. Kybernetik. 2. Aufl. Econ-Verl., Düsseldorf, 287 pp.
- ZEMANEK, H., 1959. Elementare Informationstheorie. Oldenbourg, München, 120 pp.

### *Diskussion im Anschluß an den Vortrag KNÖTIG*

KIEFER: Es sollte vor dem unvorsichtigen Gebrauch physikalischer Beziehungen gewarnt werden. Die EINSTEIN-Formel erscheint mir bei physiologischen Betrachtungen nicht recht am Platze, da es sich bei diesen um chemische Energien handelt. Bei ökologischen Betrachtungen sollte auch der Name J. v. UEXKÜLLS, des Schöpfers der Lehre von den Funktionskreisen genannt werden.

KNÖTIG: Selbstverständlich ist die EINSTEIN-Gleichung für physiologische Betrachtungen irrelevant; sie wurde der biophysikalischen Vollständigkeit halber angeführt. Auf Punkt 2 konnte aus Zeitgründen nicht eingegangen werden; es ist beabsichtigt, beim nächstjährigen II. Internationalen Biophysik-Kongreß darüber etwas zu sagen.

SCHMIDT: Auf Grund eigener Untersuchungen an Insekten konnte die Transpiration als der die Vorzugstemperatur bestimmende Faktor herausgestellt werden. Auf Grund unveröffentlichter Versuche können wir darauf hinweisen, daß die Körpertemperatur der Heuschrecken gleich der Umgebungstemperatur gehalten und hierdurch die Vorzugstemperatur bestimmt wird.

KNÖTIG: Bei Eidechsen hängt die Vorzugstemperatur nicht auf so einfache Weise von einem einzigen Umweltfaktor ab.