

# Die Bedeutung der Hormone für die Temperaturanpassung im normalen Temperaturbereich

HANS-DIETER JANKOWSKY

*Zoologisches Institut der Universität Kiel*

**ABSTRACT: The importance of hormones for temperature adaptation within the normal range of temperature.** Experiments dealing with an influence of endocrine glands in oxygen consumption of poikilothermic vertebrates are briefly reviewed. In spite of the negative findings of other investigators, some results suggest an endocrine control of the ability of cold-blooded vertebrates to adapt their respiration to changing environmental temperature. However, if hormones play a role in stimulating oxidative metabolism, it would be expected that the metabolic rate of isolated tissues would reflect the capacity adaptation of intact animals. Experimental results do not confirm this expectation in all cases; furthermore, there is only little evidence that thyroid hormones increase the *in vitro* respiration. On the other hand, tissue respiration is stimulated by adding small quantities of blood taken from cold-adapted animals. Some aspects concerning hormone induced shifts in metabolic pathways are discussed.

## EINLEITUNG

Viele poikilotherme Tiere besitzen die Fähigkeit, sich an veränderte Temperaturen anzupassen. Am häufigsten tritt eine Leistungsadaptation im Sinne einer Kompensation auf, vornehmlich bei eurythermen Tieren, die stark schwankenden Umgebungstemperaturen ausgesetzt sind. Wenn der Zellstoffwechsel bereits eine ausgeprägte Leistungsadaptation aufweist, die in Ausmaß und Richtung derjenigen der Ganztieratmung entspricht, kann eine autonome Regulationsfähigkeit der Gewebe vorliegen. Bei vielen kaltblütigen Wirbeltieren ist jedoch die Adaptation des Gewebes gering, fehlt oder verläuft sogar entgegengesetzt zu der der Ganztieratmung (Literatur bei PROSSER 1962). In diesen Fällen muß der Stoffwechsel der Tiere durch übergeordnete Faktoren gesteuert werden.

Selbst wenn die Adaptationstemperatur das Gewebe direkt beeinflusst, kann eine zentrale Regulation auftreten. So weisen beim Aal (*Anguilla vulgaris*) der Grundstoffwechsel, gemessen am Sauerstoffverbrauch, und die In-vitro-Atmung der Muskulatur eine partielle Kompensation auf; setzt man jedoch während der Vorbehandlung Vorderkörper und Hinterende der Tiere unterschiedlichen Temperaturen aus, so bestimmt allein die Adaptationstemperatur des Kopfes – wahrscheinlich die des Atemzentrums – den Sauerstoffverbrauch des Ganztieres. Die Stoffwechselhöhe der Muskelzellen wird durch die Anpassungstemperaturen der einzelnen Gewebspartien bestimmt (SCHULZE mündl. Mitteilung; PRECHT 1961). Demnach scheint beim Aal die Adaptation des Ge-

webes für die des Ganztieres bedeutungslos zu sein. Hier soll erörtert werden, inwieweit Hormone bei der Leistungsadaptation im normalen Temperaturbereich an der Regelung des Stoffwechsels beteiligt sein können.

## ERGEBNISSE UND DISKUSSION

Die Atmung dunkelgehaltener Grasfrösche zeigt eine Temperaturanpassung im Sinne einer partiellen Kompensation; bei gleicher Versuchstemperatur liegen die Atmungswerte kaltadaptierter Tiere um 30 bis 40 % über denen warmangepaßter Frösche. Der Sauerstoffverbrauch des Muskelgewebes wird dagegen nicht von der thermalen Vorbehandlung beeinflusst. Nach Entfernung des Hypophysenvorderlappens sinkt der hohe Stoffwechsel kaltgehaltener Tiere auf das Atmungsniveau warmadaptierter Frösche ab. Bei operierten Fröschen ist die Fähigkeit zur partiellen Kompensation sehr gering, da mit Fallen der Adaptationstemperatur die Atmung nur noch unwesentlich erhöht wird. Dies gilt vornehmlich für Winterversuche, im Sommer ist der Exstirpationseffekt nicht so deutlich (JANKOWSKY 1960). Hieraus läßt sich folgern, daß beim Grasfrosch die Leistungsadaptation der Ganztieratmung ein intaktes endokrines System erfordert, nur dann kann ein gesteigerter Stoffwechselzustand aufrechterhalten werden. Die Steuerung der Temperaturadaptation durch die Hypophyse beweisen die Experimente jedoch noch nicht.

Bei Karauschen konnte SUHRMANN (1955) durch Thioharnstoff die partielle Kompensation der Ganztieratmung aufheben; ihre Befunde sind aber mit den geschilderten Experimenten an Fröschen insofern nicht in Einklang zu bringen, als eine Thyreostatikabehandlung überraschenderweise die Atmung warmadaptierter Fische steigert. Die höhere Atmung der Thioharnstoff-Tiere kann aber durch eine stärkere Reizbarkeit und Aktivität vorgetäuscht worden sein. Bei der Plötze (*Leuciscus rutilus*) soll sogar die partielle Kompensation der Ganztieratmung durch eine Thioharnstoffbehandlung vergrößert werden (AUERBACH 1957).

Zweifellos würde die Leistungsadaptation der Froschatmung eine Erklärung finden, wenn der Nachweis gelänge, daß mit Fallen der Adaptationstemperatur die Menge oder Wirksamkeit stoffwechselsteigernder Hormone erhöht wird. Man wird in erster Linie an Schilddrüsenhormone denken müssen. Der Einfluß der Schilddrüse auf den Sauerstoffverbrauch kaltblütiger Wirbeltiere ist jedoch vielfach bezweifelt worden. Da es bei Anwendung von Thyreostatika oder Hormonapplikationen sehr schwierig ist, optimale Wirkungsbedingungen zu erfassen, sind manche negativen Resultate sicher hierauf zurückzuführen. So zeigen Hormonpräparate von Warmblütern deutliche Unterschiede in der Wirksamkeit gegenüber Kaltblüterhormonen (FONTAINE & FONTAINE 1957), auch der Ernährungszustand, das Gewicht und das Alter der Versuchstiere spielen eine Rolle. Nicht zuletzt ist es schwierig, die wirksamste Dosis und die genaue Latenzzeit der Hormone zu erfassen. Die Exstirpation endokriner Drüsen dürfte deshalb zu eindeutigen Ergebnissen führen; so gelang es, durch Hypophysektomie beim Aal und Goldfisch einen ähnlichen Atmungsabfall wie beim Grasfrosch zu erzielen (CHAVIN & ROSSMOORE 1956, FONTAINE et al. 1957). Da bei vielen Fischen (vgl. PICKFORD & ATZ 1957, MADANMOHANRAO 1961), Amphibien (Literatur bei JANKOWSKY

1960) und Reptilien (vgl. MAHER & LEVEDAHL 1959) die atmungssteigernde Wirkung der Schilddrüse nachgewiesen ist – wenn auch bei den verschiedenen Arten mit großen graduellen Unterschieden – kann ein solcher Einfluß nicht mehr generell bestritten werden. Diese Voraussetzung für eine hormonale Regulierung der Leistungsadaptation ist deshalb wohl als gegeben anzusehen, trotz der erwähnten negativen Befunde.

Die entscheidende zweite Voraussetzung – ein sichtbarer Einfluß der thermalen Vorbehandlung auf das Hypophysen-Schilddrüsen-System – ist weit weniger gesichert. Die widersprechenden Ergebnisse histologischer Untersuchungen und radiochemischer Funktionsteste der Schilddrüse erschweren eine Deutung sehr. Im Sinne einer hormonalen Regulation sind aber bei einigen Fischen und Amphibien positive Befunde, nämlich Steigerung der Schilddrüsenaktivität mit Fallen der Adaptationstemperatur, erhalten worden (vgl. das von PRECHT anläßlich dieses Symposions gehaltene Referat). Ferner ist bislang nicht bekannt, in welcher Weise die Adaptationstemperatur das Hypophysen-Schilddrüsen-System stimuliert. Da bereits kurzfristige Kälteschocks bei Amphibien zu einer Aktivierung führen, ist eine Reizwirkung tiefer Temperaturen auf die Hypophyse denkbar (TOUTAIN 1961).

Wie ist es aber zu verstehen, daß eine hormonale Beeinflussung der Ganztieratmung des Frosches keine Veränderungen des Zellstoffwechsels nach sich zieht? Vorstellbar wären Direktwirkungen, die sich durch In-vitro-Versuche nachweisen lassen müßten. Nach MATTY & GREEN (1962) steigern Thyroxin und Trijodthyronin bei der Kröte den Sauerstoffverbrauch der Haut und der Blase nach einstündiger Inkubation um 80 %. Es gelang in den meisten Fällen jedoch nicht, den Sauerstoffverbrauch des Muskelgewebes vom Frosch durch synthetisches Thyroxin merklich zu steigern. (KAMMANN unveröffentlicht). Da auch beim Ganztier synthetische oder artfremde Präparate häufig unwirksam sind, versuchten wir durch Zugabe von Blut, arteigene Stoffe (Hormone?) auf einen Soforteffekt zu testen. Der Sauerstoffverbrauch des Muskelgewebes von Schleien, deren Kiemen und Muskulatur bei höheren Versuchstemperaturen keine Adaptation zeigen, wird durch die Zugabe von Blut kaltangepaßter Fische gesteigert. Dabei glauben wir durch Wahl des Versuchsmediums einen Einfluß der Ionenzusammensetzung, der Verschiebung des Säuregrades und des Substratangebots ausgeschaltet zu haben.

Die Ansprechbarkeit des Gewebes auf den Blutzusatz war bei thermal unterschiedlich behandelten Schleien (*Tinca vulgaris*) gleich (JANKOWSKY 1964). Zu ähnlichen Befunden kam RAO (1963) bei der Untersuchung der Gewebsatmung tropischer Fische. Es ist jedoch zweifelhaft, ob hier eine höhere Konzentration an Schilddrüsenhormonen im Blut kaltgehaltener Fische wirksam wird; zumal nach OLIVEREAU (1955) verschiedene Adaptationstemperaturen keinen Einfluß auf das histologische Bild der Schilddrüse des Schleies ausüben. Nach SAROJA (1962) steigert auch bei Oligochaeten die Zugabe von Hämolymphe kaltadaptierter Würmer die Gewebsatmung von an mittlere Temperaturen angepaßten Tieren, die Hämolymphe warmadaptierter Individuen senkte dagegen den Sauerstoffverbrauch des Gewebes. Vielleicht bewirken doch Unterschiede des Blutes bei verschiedenen adaptierten Tieren eine bessere Einstellung des Nährmediums bei den Warburg-Messungen und steigern dadurch den Sauerstoffverbrauch des Gewebes. Beim Ganztier sollten Adaptationsphänomene des Blutes und damit des „milieu interieur“ ähnliche Wirkungen wie bei den In-vitro-Versuchen entfalten.

Zeigt der Zellstoffwechsel eine der Ganztieratmung entsprechende Leistungsadaptation, können Nachwirkungen einer hormonalen Regulierung vorliegen. Neuerdings ist sogar eine unterschiedliche Wirkung der Schilddrüsenhormone auf verschiedene Wege des Kohlenhydratabbaus behauptet worden. Nach EKBERG (1958, 1961) tritt beim Kiemenstoffwechsel kaltgehaltener Goldfische eine Bevorzugung der direkten Oxydation des Glucose-6-Phosphats auf, da der Sauerstoffverbrauch des Gewebes von warmadaptierten Fischen bedeutend stärker durch Monojodacetat gehemmt wird. Die Aktivität der zum Pentosephosphatzyklus gehörenden 6-Phosphogluconsäuredehydrogenase wird ebenfalls mit fallender Vorbehandlungstemperatur erhöht. Durch HOCHACHKA & HAYES (1962) wird EKBERGS Interpretation der unterschiedlichen Hemmung der Triosephosphatdehydrogenase bestätigt. In-vivo- und In-vitro-Versuche mit  $C^{14}$ -markierten Substraten zeigten bei warmgehaltenen Fischen (*Salvelinus fontinalis*) ein Vorherrschen des Embden-Meyerhoff-Abbauweges, er konnte bei Muskelhomogenisaten durch Monojodacetat fast völlig gehemmt werden. Die höhere Atmung kaltadaptierter Fische war gegen den Hemmstoff weit weniger empfindlich; bei ihnen war der Glucosephosphat-shunt aktiviert. Trijodthyronin und Thyroxin steigerten beim Ganztier und beim isolierten Gewebe den Zuckerabbau und führten gleichzeitig zu einer Aktivierung des Pentosephosphatzyklus (HOCHACHKA 1962). Die Frage nach der biologischen Bedeutung einer solchen Bevorzugung des Glucosephosphat-shunts bei kaltadaptierten Tieren ist schwer zu beantworten. Bei Fischen mag die Fettsynthese unterstützt werden. Ganz allgemein wird eine erhöhte Bereitstellung von TPNH synthetische Prozesse bei kaltgehaltenen Tieren fördern. In diesem Zusammenhang sei erwähnt, daß auch bei unterschiedlich adaptierten Fröschen eine partielle Kompensation des Einbaus von  $C^{14}$ -markiertem Glycin in die Oberschenkelmuskulatur auftritt. Nach einer Exstirpation der Adenohypophyse ließ sich dagegen keine Adaptation in diesen Einbauprozessen mehr nachweisen (JANKOWSKY 1960).

Bei einem Überwiegen der Syntheseprozesse wird eine hormonale Beeinflussung des Gewebestoffwechsels nicht immer zu einer deutlichen Steigerung des Sauerstoffverbrauchs führen, vielleicht wäre es daher besser, die Kohlensäureausscheidung der isolierten Gewebe als Maß für Adaptationsvorgänge zu wählen. Bei einem verstärkten Abbau der Kohlehydrate über den Glucose-6-Phosphat-Zyklus kann der Wasserstoff aber auch direkt der Zelloxydation zugeführt werden. Wahrscheinlich spielt bei einer hormonalen Beeinflussung der Leistungsadaptation das Hypophysen-Schilddrüsen-System die entscheidende Rolle; andere endokrine Drüsen werden aber in diesen Prozeß eingeschaltet sein. So führt nach MAHON et al. (1962) eine Kältebehandlung beim Goldfisch zu einer Aktivierung der Nebennierenrinde und erhöht ihre Hormonproduktion. Hauptsächlich sind bei wandernden Fischen die Nebennierenhormone für den Mineralhaushalt und auch für den Kohlehydratstoffwechsel wichtig (SCHMIDT & IDLER 1962). Viele Stoffwechselwirkungen der Schilddrüsenhormone werden deshalb nicht unwesentlich von einer Wechselwirkung mit den Nebennieren abhängen. Nach HICKMANN (1959) besteht bei euryhalinen Plattfischen sogar eine direkte Korrelation zwischen den Energieanforderungen für die Osmoregulation und der Schilddrüsenaktivität, wobei vornehmlich bei den osmotische Arbeit leistenden Kiemenzellen die erhöhte Hormonsekretion zu einem Anstieg des Sauerstoffverbrauchs führt.

Die Zahl der stoffwechselphysiologischen Untersuchungen über die Beteiligung

von Hormonen am Prozeß der Temperaturkompensation ist klein. Sie zeigen, daß bislang eine Fülle von Fragen nicht oder nur unvollständig beantwortet werden kann. Es läßt sich daher nicht entscheiden, ob bei kaltblütigen Wirbeltieren eine endokrine Regulation der Leistungsadaptation auftritt.

### ZUSAMMENFASSUNG

An Beispielen aus der Literatur und an Hand eigener Untersuchungen wird die Möglichkeit einer hormonalen Beeinflussung der Temperaturleistungsadaptation bei kaltblütigen Wirbeltieren diskutiert. Folgende Feststellungen und Deutungen können getroffen werden:

1. Extrazelluläre Steuerungsmechanismen dürften bei der Leistungsadaptation beteiligt sein, da bei Fischen und Amphibien sich vielfach keine der Ganztieratmung entsprechende Änderung des Zellstoffwechsels nach unterschiedlicher Temperaturvorbehandlung nachweisen läßt.
2. Bei Fröschen vermindert eine operative Ausschaltung des Hypophysen-Schilddrüsen-Systems die Fähigkeit zur Temperaturanpassung im Sinne einer Kompensation.
3. Bislang vorliegende histologische Untersuchungen der Schilddrüse erlauben keine eindeutigen Aussagen über eine Beteiligung dieser Drüse an der Steuerung der Temperaturadaptation.
4. Für den Zellstoffwechsel werden durch eine thermale Vorbehandlung induzierte Änderungen des „milieu interieur“ eine große regulative Bedeutung haben, da nach Blutzusätzen zum Nährmedium bei In-vitro-Tests eine Leistungsadaptation des isolierten Muskelgewebes auftritt, die bei Untersuchung in rein künstlichen Medien nicht feststellbar ist.
5. Es liegen Angaben darüber vor, daß tiefe Anpassungstemperaturen und Schilddrüsenhormone zu gleichsinnigen Änderungen der Abbauege des Kohlenhydratstoffwechsels führen.
6. Das Problem einer hormonalen Steuerung der Temperatur-Leistungsadaptation kaltblütiger Wirbeltiere bedarf weiterer experimenteller Klärung, bevor zwingende Aussagen getroffen werden können.

### ZITIERTE LITERATUR

- AUERBACH, M., 1957. Hat die Schilddrüse für die Temperaturadaptation der Fische eine Bedeutung? *Z. Fisch.* **6**, 605–620.
- CHAVIN, W. & ROSSMOORE, H. W., 1956. Pituitary-thyroid regulation of respiration in the goldfish, *Carassius auratus* L. *Anat. Rec.* **125**, 599.
- EKBERG, D. R., 1958. Respiration in tissues of goldfish adapted to high and low temperatures. *Biol. Bull., Woods Hole* **114**, 308–316.
- 1962. Anaerobic and aerobic metabolism in gills of the crucian carp adapted to high and low temperatures. *Comp. Biochem. Physiol.* **5**, 123–128.
- FONTAINE, M. & FONTAINE, Y., 1957. Activités thyreotropes différentes, en fonction de la température, d-extraits hypophysaires de Mammifères et d'un Téléostean. *C. r. Acad. Sci., Paris* **244**, 2338–2341.

- FONTAINE, M., LA QUERRIERE, DE & RAFFY, A., 1957. Action de l'hypophysectomie sur le métabolisme respiratoire de l'Anguille (*Anguilla anguilla* L.). *C. r. Soc. Biol., Paris* **151**, 232–233.
- HICKMANN, C. P. jr., 1959. The osmoregulatory role of the thyroid gland in the starry flounder, *Platichthys stellatus*. *Can. J. Zool.* **37**, 997–1060.
- HOCHACHKA, P. W., 1962. Thyroidal effects on pathways for carbohydrate metabolism in a teleost. *Gen. comp. Endocrinol.* **2**, 499–505.
- & HAYES, F. R., 1962. The effect of temperature acclimation on pathways of glucose metabolism in the teleost. *Can. J. Zool.* **40**, 261–270.
- JANKOWSKY, H.-D., 1960. Über die hormonale Beeinflussung der Temperaturadaptation beim Grasfrosch (*Rana temperaria* L.). *Z. vergl. Physiol.* **43**, 392–410.
- JANKOWSKY, H.-D., 1964. Der Einfluß des Blutes auf den Sauerstoffverbrauch des isolierten Muskelgewebes von Schleien (*Tinca tinca* L.). *Zool. Anz.* **172**, 233–239.
- MADANMOHANRAO, G., 1961. Effect of thyroid feeding on the rate of oxygen consumption of *Tilapia mossambica* (PETERS). *Proc. nat. Inst. Sci., India* **27**, 343–346.
- MAHER, M. J. & LEVEDAHL, B. H., 1959. The effect of the thyroid gland on the oxidative metabolism of the lizard, *Anolis caroliensis*. *J. exp. Zool.* **140**, 169–190.
- MAHON, E. F., HOAR, W. S. & TABATA, S., 1962. Histophysiological studies of the adrenal tissues of the goldfish. *Can. J. Zool.* **40**, 449–463.
- MATTY, A. J. & GREENE, K., 1962. Thyroid hormones and membrane permeability. *Gen. comp. Endocrinol.* **2**, 616.
- OLIVEREAU, M., 1955. Température et fonctionnement thyroïdienne chez les poissons. *J. Physiol. Path. gén.* **47**, 256–258.
- PICKFORD, G. E. & ATZ, J. W., 1957. The physiology of the pituitary gland of fishes. New York Zool. Soc. 139–142.
- PRECHT, H., 1961. Beiträge zur Temperaturadaptation des Aales I. *Z. vergl. Physiol.* **44**, 451–462.
- PROSSER, C. L., 1962. Acclimation of poikilothermic vertebrates to low temperatures. Comparative physiology of temperature regulation I. *Arct. Aeromed. Lab. Wainwright, Alaska*, 13–17.
- RAO, K. P., 1963. Some biochemical mechanisms of low temperature acclimation in tropical poikilotherms. In: *Abstr. int. Symp. Cytoecology*, Leningrad, 50pp.
- SAROJA, K., 1962. Studies on the oxygen consumption in earthworms. Ph. D. Thesis, Sri Venkateswara Univ. (India).
- SCHMIDT, P. J. & IDLER, D. R., 1962. Steroid hormones in the plasma of salmon at various states of maturation. *Gen. comp. Endocrinol.* **2**, 204–214.
- SUHRMANN, R., 1955. Untersuchungen über die Temperaturadaptation der Karauschen (*Carassius vulgaris* Nils). *Biol. Zbl.* **74**, 432–448.
- TOUTAIN, J., 1961. Action de l'obscurité et du froid sur la glande thyroïde de la grenouille verte (*Rana esculenta* L.). *Annls Endocr., Paris* **22**, 886–897.

#### Diskussion im Anschluß an den Vortrag JANKOWSKY

ROBERTS: It is possible that positive results with thyroxin and triiodothyronine might be obtained by long incubation (16–24 hours) of the tissues with these hormones, as I understand this has been found for mammalian tissues.

JANKOWSKY: Daß erst nach 16 oder 24 Stunden ein Effekt auftritt, ist an diesem isolierten Gewebe vielleicht sehr schwer festzustellen. Ein Gewebe über die Zeitspanne von 16 bis 24 Stunden zu untersuchen, ist fast unmöglich.

LOCKER: Ich möchte darauf hinweisen, daß das schon möglich ist. Ich habe WARBURG-Versuche über Wochen gemacht. Man muß dabei nur auf sterile Bedingungen und Substrat-Nachschub achten. Damit kann man schon erreichen, daß das Gewebe lange Zeit lebt und atmet. In meinen im Gang befindlichen Untersuchungen über den Gesamt- und Gewebstoffwechsel von

Wasserfröschen unter längerdauerndem Einfluß von Thyroxin konnte ein sehr deutlicher Effekt der Jahreszeit beobachtet werden. Während sich der niedere Stoffwechsel der Winterfrösche durch Thyroxin steigern ließ, war das bei dem höheren Stoffwechsel der Sommertiere nicht der Fall. Auch scheint mir wichtig, hervorgehoben zu werden, daß verschiedene Spezies gegenüber Thyroxin unterschiedlich reagieren, z. B. scheint schon zwischen Ratten und Mäusen ein Unterschied zu bestehen.

JANKOWSKY: Ich hatte nur normale WARBURG-Versuche in Betracht gezogen. Mit sterilem Gewebe oder Gewebeskulturen haben wir noch nicht gearbeitet. Außerdem möchte ich darauf hinweisen, daß die Wirkung einer Hypophysektomie auf den  $O_2$ -Verbrauch von Fröschen auch ausgeprägte jahreszeitliche Unterschiede zeigte; im Sommer wurde das Ausmaß der Adaptation durch die Exstirpation der Adenohypophyse bedeutend weniger verringert.

PRECHT: Es erscheint mir in diesem Zusammenhang wichtig, auf die verschiedene ionale Zusammensetzung des Blutes unterschiedlich adaptierter Tiere hinzuweisen.

WIESER: Falls bei poikilothermen Tieren die Nahrungsaufnahme von der Temperatur und der  $Q_{O_2}$  von der aufgenommenen Nahrung abhängt, dann kann ein gefüttertes, warmadaptiertes Tier einen höheren  $Q_{O_2}$  als ein gefüttertes, kaltadaptiertes Tier haben, wenn sie bei einer Vergleichstemperatur gemessen werden und wenn die Adaptation an die Halterungstemperatur nicht vollständig war. Dies mag für zahlreiche poikilotherme Wirbellose zutreffen und kann einige Fälle „inverser Kompensation“ erklären.

JANKOWSKY: Ich habe hungernde Frösche untersucht. Um zu vermeiden, daß ein unterschiedliches Hungern der kalt- und warmgehaltenen Tiere einen Adaptationseffekt vortäuscht, gehen wir bei der Untersuchung von Hungertieren so vor, daß der Hungereffekt einer durch die thermale Vorbehandlung induzierten Stoffwechseländerung entgegenläuft. Wenn ein längeres Hungern den Sauerstoffverbrauch merklich senkt, so werden bei der Messung einer Leistungsadaptation nach Typ 3 die Tiere zunächst an die höhere Temperatur angepaßt, gemessen und dann ein Teil von ihnen in tiefere Temperaturen überführt. Ein Typ 5 kann leicht vorgetäuscht werden, wenn bei steter Fütterung die kaltadaptierten Tiere im Gegensatz zu den warmadaptierten kaum Nahrung aufnehmen; in diesen Fällen ist es besonders wichtig, mehrere Adaptationstemperaturen zu wählen.

LOCKER: Wie ist es denn mit der Muskelmasse? Nimmt sie im Laufe einer längeren Kälteadaptation ab?

JANKOWSKY: Das haben wir nicht gemessen.

LOCKER: Haben Sie Muskel-Glykogen bestimmt?

JANKOWSKY: Nein, noch nicht; derartige Versuche sind aber geplant.

KINNE: Die beobachtete Verringerung des Akklimationsvermögens nach einer Hypophysektomie ist schwer zu interpretieren. Sie kann ohne weiteres kaum als Argument zugunsten einer hormonellen Steuerung der Temperaturakklimatisation ins Feld geführt werden. Es wäre durchaus denkbar, daß die Operation als solche das Reaktionsvermögen des behandelten Individuums ganz allgemein herabsetzte.

KRÜGER: Die genauere mathematische Analyse der Atmung von *Arenicola* in Abhängigkeit von Temperatur und Jahreszeit hat gezeigt, daß eine scheinbare Identität der Stoffwechselgröße auf verschiedenen Parametern beruhen kann. Die Einpassung eines Organismus in seinen Biotop erscheint als ein überaus komplexes Phänomen.

LOCKER: Da wir uns hier einen ganzen Tag mit Adaptationsphänomenen beschäftigen, darf vielleicht der Vorschlag zu terminologischer Differenzierung gemacht werden. In Amerika verwendet namentlich die Schule von HART drei Begriffe, nämlich *Akklimatation*, worunter Anpassung lediglich an den einen Parameter Temperatur verstanden wird, ferner *Akklimatisation*, welche Anpassung an alle klimatischen (und ökologischen) Faktoren umschließt, und schließlich *Adaptation*, welcher Terminus die durch stete Anpassung an das Ensemble der klimatischen Faktoren zustande gekommenen Spezies- und Rassenunterschiede umgreift.

Freilich wird gerade durch den letzterwähnten Begriff die Grenzziehung zur nichtgenetischen Adaptation verwischt, um welche es hier geht, aber man sollte vielleicht doch diesen terminologischen Vorschlag diskutieren.

KINNE (zu LOCKER): Eine solche terminologische Differenzierung erscheint mir wenig wünschenswert. Lebende Systeme reagieren letztlich auf die Gesamtheit ihrer Umwelt, nicht nur auf Einzelfaktoren. Eine rein monofaktorielle Analyse der Adaptationserscheinungen wird daher vermutlich nur Teilaspekte erschließen. Auch im Laboratoriumsexperiment müssen wir – ausgehend von der Wirkungsanalyse einzelner Faktoren – in zunehmendem Maße die Reaktionen auf verschiedene Kombinationen der wirksamsten Umweltfaktoren – etwa Temperatur, Licht und Sauerstoffgehalt – studieren. Es würde also genügen, von „Temperaturakklimation“ oder von „Temperatur-Lichtakklimation“ zu sprechen. Die Begriffe „Akklimation“, „Akklimatisation“ und „nichtgenetische Adaptation“ werden von vielen Autoren als Synonyma verwandt. Meiner Ansicht nach besteht kein zwingender Grund, das zu ändern.

JANKOWSKY: Zunächst hat stets eine monofaktorielle Analyse der Adaptationsphänomene unter Konstanzhaltung der übrigen Umweltfaktoren zu erfolgen; so achten wir bei der Untersuchung von Süßwasser- und Landtieren auf konstante Lichtbedingungen während der Temperaturvorbehandlung. Späterhin kann eine Ausdehnung auf weitere Faktoren erfolgen, womit allerdings die Analyse der regulativen Mechanismen erschwert werden dürfte.

KINNE: Ich möchte hier noch eine Bemerkung anschließen, welche sich auf die verschiedentlich angeschnittene Frage nach der Notwendigkeit einer Unterscheidung der Termini „Reaktion“ („response“) und „Akklimatisation“ („non-genetic adaptation“) bezieht. Nichtgenetische Reaktionen auf Umweltveränderungen, so meine ich, sollten nur dann als Akklimatisation *sensu strictu* bezeichnet werden, wenn sie (relativ zur Ausgangssituation unmittelbar nach der Umweltveränderung) im Endeffekt zu einer potentiellen Erhöhung der Überlebensrate, Vermehrungskapazität oder Konkurrenzfähigkeit führen. Zumindest sollte eine derartige – objektiv meßbare – relative Erhöhung des Selektionswertes naheliegen. Die Beurteilung des adaptiven Wertes einer Reaktion erfordert daher Kenntnisse über die Ökologie und Physiologie des untersuchten Individuums – umfassendere Kenntnisse, als sie in vielen Fällen zur Verfügung stehen. Dieser Sachverhalt erschwert die Beurteilung erheblich und mag als Nachteil empfunden werden. Ich sehe aber keine Möglichkeit, einem solchen Nachteil zu entgehen, wenn wir nicht die ganze Konzeption der „Anpassung“ oder „Einpassung“ aufgeben wollen. Auf die Notwendigkeit einer Differenzierung zwischen Reaktion und Akklimatisation werde ich noch in meinem Vortrag zurückkommen.