

18.) Beobachtungen über den Winterschlaf der Haselmaus (*Muscardinus avellanarius* L.)

Von M. EISENTRAUT (Berlin).

A. Einleitung.

Das Bestreben, die zahlreichen Tieren eigentümliche Erscheinung des Winterschlafes von einem gemeinsamen Gesichtspunkt aus zu betrachten, hat leicht dazu geführt, Einzelbeobachtungen oder doch übereinstimmende Beobachtungen an nur wenigen Tieren auf alle Winterschläfer zu übertragen, um so ein mehr oder weniger abgeschlossenes Bild vom Winterschlaf zu erhalten.

Es zeigt sich jedoch bald, daß die Winterschlafererscheinungen bei den einzelnen Winterschläfern recht verschiedenartig sein können. Manche verfallen schon bei relativ hoher Außentemperatur in Lethargie, andere benötigen weit tiefere Temperaturen. Die einen müssen eine längere Ruhezeit durchmachen, ehe sie einschlafen, bei anderen tritt der Schlafzustand sehr schnell in Erscheinung. Die einen sind gegen äußere Reize (z. B. Berührung) während des Winterschlafes empfindlicher als die anderen. Dieses verschiedene Verhalten führt dazu, einen Unterschied zwischen den Winterschläfern zu machen, und zwar zwischen solchen, die mehr, und solchen, die weniger an den Winterschlaf angepaßt sind, wobei natürlich zu berücksichtigen ist, daß alle Übergänge zwischen beiden Gruppen bestehen können und auch wirklich bestehen.

Auch die Begleiterscheinungen, die dem Winterschlaf vorangehen, sind nicht immer gleich. So speichern einige Winterschläfer mehr oder weniger reichliche Vorräte an, andere überhaupt keine. Zu letzteren gehören der Igel und die Fledermäuse. Diese halten dann auch aller Wahrscheinlichkeit nach einen ununterbrochenen Winterschlaf. Von den nahrungssammelnden Winterschläfern konnte ich für den Hamster mit Sicherheit nachweisen, daß er seinen Winterschlaf relativ häufig unterbricht und Nahrung zu sich nimmt. Ähnliche Angaben finden sich u. a. über Schlafmäuse, Ziesel und Murmeltier. Auch aus der Tatsache, daß einige Winterschläfer sehr geschützte Verstecke aufsuchen, andere dies nicht tun, kann man schon annehmen, daß Unterschiede im Verlauf des Winterschlafes und im Verhalten der einzelnen Winterschläfer bestehen.

Meine Untersuchungen über den Winterschlaf des Hamsters führten mich dazu, auch über andere heimische Winterschläfer mit gleicher Versuchsanordnung Beobachtungen anzustellen. Da der Hamster nach meinen Be-

obachtungen zu den Tieren gehört, die einen relativ leichten Winterschlaf halten, reizte es mich, ein Tier kennen zu lernen, das einen ausgesprochen tiefen Winterschlaf hält. Hierzu schien, wenigstens nach den Literaturangaben zu schließen, die Haselmaus sehr geeignet. Schon BERTHOLD sagt (S. 64): „Diese Tiere gehören zu denjenigen Schläfern, deren Schlaf am tiefsten ist, und eignen sich aus dem Grunde besonders dazu, um Beobachtungen über den Winterschlaf an ihnen anzustellen“.

Es sind daher auch die Haselmäuse bereits öfters zu Winterschlafuntersuchungen herangezogen worden. Den Versuch, den normalen Verlauf des Winterschlafes zu kennzeichnen, macht RABUS. Nach seinen Beobachtungen dürfte man annehmen, daß Haselmäuse ununterbrochen schlafen (die längste beobachtete Schlafdauer betrug 6 Monate 23 Tage) und keine Nahrung zu sich nehmen. Gewisse Zweifel an einem ununterbrochenen Winterschlaf lassen die Angaben aufkommen, daß Haselmäuse Wintervorräte eintragen (vergl. BREHM pg. 417), und in direktem Widerspruch zu den Beobachtungen von RABUS stehen Angaben, daß Haselmäuse im Winter aufwachen, sich ihrer Exkremente entledigen, Nahrung zu sich nehmen und dann wieder einschlafen (vergl. LANG pg. 15).

Ein klareres Bild geben die Untersuchungen über die Beziehung der Körpertemperatur zur Außentemperatur während des Winterschlafes der Haselmaus. Wohl die ersten wertvollen Untersuchungen stammen von BERTHOLD (1837), der eine starke Abhängigkeit der ersteren von der letzteren feststellen konnte. Nach ihm beträgt die tiefste Körpertemperatur der Haselmaus $2,5^{\circ}$ R. Unvollständiger sind die Angaben von PEMBREY und PITTS, da sie die Haselmäuse ständig in einer Zimmertemperatur von $10-12^{\circ}$ C. hielten, ihnen also nicht die Möglichkeit boten, bei tieferen Außentemperaturen zu schlafen. Erwähnt seien noch die vergleichenden Messungen der Körper- und Außentemperaturen von REEVE, MANGILI und HALL (vergl. BARKOW pg. 169). Leider sind diese Untersuchungen häufig für einen nur beschränkten Fragenkomplex bestimmt, und daher wichtige andere Fragen und Beobachtungen wie z. B. Schlafzustand des Tieres (Einschlafen, Aufwachen, leichter Schlaf, tiefer Schlaf u. a.) außer acht gelassen, so daß diese Untersuchungen zwar für eine Zeit, wo jede Beobachtung über den Winterschlaf Neues brachte, wertvoll erscheinen, für die Erkenntnis und das Verständnis der gesamten Winterschlaferscheinungen der Haselmaus aber nur bedingten Wert haben.

Die Fragen, die den folgenden, keineswegs alles erschöpfenden Untersuchungen zugrunde liegen, sollen in den drei Abschnitten: Eintritt des Winterschlafs, Zustand des Winterschlafs und Aufwachen

aus dem Winterschlaf behandelt werden. Außer für diese nur den Winterschlaf der Haselmäuse betreffenden Fragen schienen die Untersuchungen auch geeignet, Vergleiche mit den in der Literatur gemachten Angaben über andere Winterschläfer anzustellen und so auch auf die das allgemeine Problem des Winterschlafs betreffenden Punkte einzugehen.

Es standen mir 4 Haselmäuse, von der Firma SCHOLZE & PÖTSCHKE bezogen und aus Österreich stammend, zur Verfügung, von denen allerdings eine sehr bald starb. Die Tiere wurden anfangs zusammen, später getrennt in Draht- und Glaskäfigen gehalten, in denen ihnen genügend weiches Nestmaterial geboten wurde, das sie ohne vorhergehende besondere Zubereitung benutzten. Solange sie im geheizten Zimmer gehalten wurden und sich nicht im Winterschlafzustand befanden, lagen sie tagsüber gewöhnlich dicht verpackt im Nest — in der Zeit des gemeinsamen Zusammenseins eng nebeneinander —, gegen Abend kamen sie hervor und kletterten lebhaft im Käfig herum und suchten nach Nahrung. Es wurden in der Hauptsache aufgeknackte Haselnüsse, daneben auch Milch u. a. gefüttert. Von Anfang an waren sie, ganz besonders die eine, sehr zahm und machten nie den Versuch zu beißen, wenn man sie in die Hand nahm.

Für die eigentlichen Versuche wurden die Käfige in einen auf dem Hofe stehenden Holzschuppen untergebracht, der sich schon bei den Versuchen an Hamstern als sehr geeignet erwiesen hatte, da sich hier die plötzlichen Temperaturschwankungen nicht derart bemerkbar machen, wie im Freien, und somit eine Anpassung an die natürlichen Bedingungen der in Schlupfwinkeln überwinternden Tiere erreicht wurde. Die Schuppentemperatur war meist einige Grade höher als die Außentemperatur. Für einige besondere Versuche wurden die Tiere in nichtgeheizte Kellerräume gebracht, deren Temperaturen sich zwischen Zimmer- und Schuppentemperatur bewegten. So konnte der Winterschlafzustand auch bei diesen mittleren Temperaturen beobachtet werden. Nach Möglichkeit wurden die Tiere jeden Tag kontrolliert, und zwar die Außentemperatur, die Raumtemperatur und je nach der Versuchsanordnung der Schlafzustand der Tiere, ihre Körpertemperatur, die Futterentnahme u. a.

B. Verlauf der Versuche.

Bei den Haselmäusen scheint der Winterschlaf schon zeitig im Jahr einzutreten. Die zwei von RABUS in Gefangenschaft gehaltenen Tiere schliefen schon am 23. September ein. In BREHMS Tierleben wird Mitte Oktober als Zeitpunkt angegeben, wo die Tiere sich in ihre Schlupfwinkel zurückziehen und den Winterschlaf antreten. Zweifellos ist der Beginn ab-

hängig von der jahreszeitlichen Witterung und fällt je nach dem Eintreten kälterer Temperaturen früher oder später. Von meinen 2 am 29. 10. 28 gekauften Tieren war das eine gleich beim Einsetzen in den Käfig entflohen und konnte einige Tage nicht genauer beobachtet werden. Das andere dagegen lag schon am 31. 10. im Winterschlaf, während es am vorhergehenden Tage noch munter herumgeklettert war. Die zwei am 1. 11. neu dazu gekauften Haselmäuse wurden dann mit den beiden anderen zusammen bis zum 20. 12. im Zimmer gehalten. An den Wochentagen, an denen das Zimmer immer geheizt war — Temperatur 18—20° C. — waren sie stets wach und kamen besonders abends aus ihrem Nest hervor und fraßen. An den Sonntagen dagegen wurde das Zimmer nicht geheizt, die Temperatur war also dementsprechend niedriger und betrug etwa 12—15° C. An zweien von diesen Sonntagen, am 11. 9. und 25. 9. wurden sämtliche 4 Haselmäuse in lethargischem Zustand im Nest liegend gefunden. Am 17. 12. war eine Haselmaus nach vorherigem Genuß von sauer gewordener Milch tot. Am 20. 12. wurde dann mit den eigentlichen Versuchen begonnen und die 3 noch vorhandenen Haselmäuse in den kalten Schuppen gebracht. Im Freien war bereits seit einer Woche Frost- und Schneewetter eingetreten, so daß also die Tiere gleich kalten Temperaturen ausgesetzt waren. Alle täglich gemachten Einzelbeobachtungen und Versuche sind in den Tabellen I, II und III für jede Haselmaus getrennt aufgeführt. Siehe nächste Seite.

C. Auswertung der Beobachtungen.

a) Eintritt des Winterschlafes.

α. Das Einschlafen.

Aus den Beobachtungen geht hervor, daß der Eintritt des Winterschlafes nach einer längeren Periode des Wachseins, in unserem Fall nach einem längeren Aufenthalt im warmen Zimmer, relativ rasch erfolgt, sofern nur die Außentemperatur einen gewissen niedrigen Punkt erreicht hat. Am 30. 10 war das Versuchstier I noch wach und sehr munter, am folgenden Tage lag es, nachdem sich nachts die Raumtemperatur auf 12—14° abgekühlt hatte, im Winterschlaf. Unter gleichen Bedingungen schliefen sämtliche Versuchstiere an den beiden erwähnten Sonntagen im November, während sie ebenfalls tags zuvor noch wach gewesen waren. Als dann die Tiere nach langem Wachsein am Nachmittag des 20. 12. in den kalten Schuppen gebracht waren, lagen sie am 21. 12. bei einer Raumtemperatur von — 1,5° im festen Winterschlaf, wie aus den Körpertemperaturen hervorgeht. Versuchstier I war dann im warmen Zimmer vom 29. 11. 28 bis 21. 1. 29 — abgesehen von der Beobachtung am 9. 1., wo es bei niedriger Raumtemperatur nachts

Tabelle I.
Beobachtungen an der Haselmaus I vom 20. 12. 28 bis 5. 2. 29.

Datum	Temperatur		Futter- entnahme	Schlaf- zustand	Äußere Körp.- Temp.	Bemerkungen
	Luft	Raum				
20. 12. 28		20°		wach	36,75°	kommt am Nachm. i. d. Schuppen
21.	-9°	-1,5°		schläft	6	Öffn. d. Maul, piept, Bewegung mit den Füßen. Kommt ins Zimmer
22.				wach		
23.-27.						nicht kontrolliert
28.		15	nichts gefres.	schläft	16	Zimmer war nicht geheizt; also wohlständig schlafend
29.	-2,75	18		wach	35,75	
30.12 - 1.1.						nicht kontrolliert
2. 1. 29			hat gefressen	"		
3.	-4,5			"		
4.	-5,5		" "	"		
5. u. 6.	-5			"		" "
7.	-4,5			"		
8.	-7,75			"		
9.	-10	früh 20,5 nachts 12		aufwachend	21	piept, bald darauf völlig wach
10.	-9,5			wach		
11.	-13			"		
12.	-6			"		
13.	+1,75			"		
14.	-1,5			"		
15.	-7			"		
16.	-8			"		
17.	-11			"		
18.	-9,5			"		
19.	+2			"		
20.	+1			"		
21.	-1			"		kommt i. d. Schuppen
22.	-6	-1	hat gefressen	"		
23.	-3					nicht kontrolliert
24.	0	0	" "	schläft	8	leises Piepen
25.	-3,5	-1,5	nichts gefres.	"		kommt ins Zimmer
26.	-7	+20		wach		
27.	-3,5					nicht kontrolliert
28.	-2			wach		kommt wieder i. d. Schuppen
29.	-5	-2	hat gefressen	"	34,5	
30.	-7,5	-2,5	" "	schläft		wacht durch leichte Berührung auf
31.	-8	-3	" "			wird nicht gestört
1. 2.	-13	-6,5	" "	schläft		piept beim Aufdecken des Nestes. Kommt in den Kellerraum. (11° Raumtemperatur)
2.	-20	+9	" "	wach		
3.	-18	+9	nichts gefres.	"		ohne gefressen zu haben draußen gewesen (?)
4.	-12	+9	" "	b. Einschlafen	14	piept
5.	-19	+9,75	hat gefressen			spurlos verschwunden

Tabelle II.
Beobachtungen an der Haselmaus II vom 20. 12. 28 bis 13. 2. 29.

Datum	Temperatur		Futter- entnahme	Schlaf- zustand	Äußere Körp.- Temp.	Bemerkungen
	Luft	Raum				
20.12.28		20°		wach	37,5°	kommt am Nachm. i. d. Schuppen
21.	-9°	-1,5°		schläft	3,75	piept, Maul geöffnet
22.	-8	-1		wach		
23.-27.						nicht kontrolliert
28.		+2,5	hatgefressen	schläft	3,5	piept, beim Aufdecken d. Nestes, Maul geöffnet
29.	-2,75	+2	" "	wach		
30.12.-1.1.29						nicht kontrolliert
2. 1.	-4	+1	" "	"		
3.	-4,5	0	" "	"		
4.	-5,5	-1	" "	"		
5. u. 6.	-5					wurde nicht gestört
7.	-4,5	-2,5	?	schläft	0,5	nicht kontrolliert
8.	-7,75	-2	hatgefressen	beim Einschl.	13	leises Piepen, nach einer Stunde 14,75 Körp.-Temp. Augen etwas geöffnet
9.	-10	-5,5	nichts "			nicht gestört
10.	-9,5	-5,5	?	schläft		
11.	-13	-5,5	hatgefressen			" "
12.	-6	-3,5	nichts "			" "
13.	+1,75	-0,5	" "			" "
14.	-1,5	-0,5	" "			" "
15.	-7	-3	" "			" "
16.	-8	-4	" "			" "
17.	-11	-5	" "			" "
18.	-9,5					nicht kontrolliert
19.	+2	0	" "			nicht gestört
20.	+1					nicht kontrolliert
21.	-1	0	" "			nicht gestört
22.	-6	-1	" "	"	1/3	f. kurze Zeit ins Zimmer
23.	-8					nicht kontrolliert
24.	0	0	hat "			nicht gestört
25.	-3,5	-1,5	nichts "			" "
26.	-7	-3	" "			" "
27.	-3,5					nicht kontrolliert
28.	-2	-1,5	" "			nicht gestört
29.	-5	-2	" "			" "
30.	-7,5	-2,5	" "			" "
31.	-8	-3	" "			" "
1. 2.	-13	-6,25	hat "	"	2	piept
2.	-20	-10	" "	"	6	bewegt sich etwas
3.	-18	-9	" "			nicht gestört
4.	-12	7	nichts "			" "
5.	-19	-6	" "			" "
6.	-11	-6	" "			" "
7.	-19	-9	hat "	"		piept leise
8.	-15	-7,5	" "	"	3,5	piept
9.	-6	-5	" "	"		nicht gestört
10.	-24					nicht kontrolliert
11.	-25					" "
12.	-25	-14	" "	"	4,5	piept leise
13.	-19	-18				in Schlafstellg. tot im Nest.

Tabelle III.
Beobachtungen an der Haselmaus III vom 20. 12. 28 bis 18. 2. 29.

Datum	Temperatur		Futter entnahme	Schlaf- zustand	Äußere Körp- Temp.	Bemerkungen
	Luft	Raum				
20. 12. 28		20°		wach	36,5°	kommt am Nachm. i. d. Schuppen piept nicht
21.	-9°	-1,5°		schläft	6,25	
22.	-8	-1		wach		
23.-27.						nicht kontrolliert
28.		+2,5	?	schläft	3,5	piept nicht
29.	-2,75	+2	hat gefressen	wach		
30. 12.-1. 1.						nicht kontrolliert
2. 1. 29	-4	+1	" "	"		
3.	-4,5	0	" "	"		
4.	-5,5	-1	" "	"		nicht gestört
5. u. 6.	-5					nicht kontrolliert
7.	-4,5	-2,5	?	schläft	0	laut piepend, wacht auf, kommt ins Zimmer
8.	-7,75	+19		wach	37	kommt wieder in den Schuppen
9.	-10	-5,5	nicht "			nicht gestört
10.	-9,5	-5,5	?	schläft	1/4-1/5	wacht allmählich auf
11.	-13	-5,5	" "	"		berührt
12.	-6	-3,5	hat gefressen			nicht gestört
13.	+1,75	-0,5	nicht gefress.	"	0,5	
14.	-1,5	-0,5	" "	"		" "
15.	-7	-3	" "	"	1/2-1/3	
16.	-8	-4	hat "			" "
17.	-11	-5	nicht "			" "
18.	-9,5					" "
19.	+2	0	" "			" kontrolliert
20.	+1					" gestört
21.	-1	0	" "			" kontrolliert
22.	-6	-1	" "			" gestört
23.	-3					" "
24.	0	0	" "			" kontrolliert
25.	-3,5	-1,5	" "	"	0	" gestört
26.	-7	-3	" "			nach einiger Zeit leises piepen, später wach
27.	-3,5					nicht gestört
28.	-2	-1,5	" "			" kontrolliert
29.	-5	-2	" "	"		" gestört
30.	-7,5	-2,5	" "	"		leicht angerührt, später ebenso fester Schlaf
31.	-8	-3	hat "	"		ist a. vorhergehenden Tage nicht erwacht, wird jetzt stärker berührt u. wacht dann auf
1. 2.	-13	-6,25	nicht "	"		leicht berührt, piept leise am vorhergehenden Tage nicht erwacht, wird um- gedreht
2.	-20	-10	" "	"		liegt in richtiger Lage, kommt in Kellerraum
3.	-18	+7,5	?	beim Einschl.		
4.	-12	+8	" "	leicht. Schlaf	10	
5.	-19	+8,5	" "	schläft		hat sich nachts bewegt

Fortsetzung der Tabelle III.

Datum	Temperatur		Futter- entnahme	Schlaf- zustand	Äußere Körp.- Temp.	Bemerkungen
	Luft	Raum				
6.	—11	+8,5	nicht gefress.	schläft	10	nachts nicht bewegt
7.	—19	+7,5	„ „	„		genau so liegengeblieben
8.	—15	+8	„ „	„	9	kommt in wärmeren Saal
9.	—6	+10	„ „	„		
10.	—24	+8	„ „	„		umgedreht
11.	—25	+7	„ „	„	11 ² / ₃	ist wach gewesen
12.	—25	+8	„ „	„		ist wach gewesen, kommt ins warme Zimmer
13.	—19	+16	hat „	wach	34	
14.	—16	+18	„ „	„		
15.	—16	+17	„ „	„		kommt wieder in den Schuppen
16.						nicht kontrolliert
17.						
18.	—6	—5		schläft	2	„ „ Tier wird abgetötet. Blut- temperatur 3°.

eingeschlafen war — ständig wach, schlief dann aber, in den kalten Schuppen gebracht, nach ein oder zwei Tagen (am 23. 1. wurde nicht kontrolliert) fest. Vergleichen wir damit die Beobachtungen am Hamster, so finden wir hier ein nicht unwesentlich verschiedenes Verhalten. Gerade für den Hamster konnte als charakteristisch festgestellt werden, daß vor dem Einschlafen eine längere Ruhezeit (7, 10 und 11 Tage) vergehen mußte, während deren seine sonstige Erregbarkeit und Lebhaftigkeit allmählich abnahm; erst dann setzte der Winterschlaf, verbunden mit der Abnahme der Körpertemperatur, ein. Die gleichen Beobachtungen hatte übrigens auch HORVATH bei seinen Zieseln gemacht, von denen er sagt (S. 179): „Die Tiere brauchen, um in Winterschlaf zu verfallen, eine gewisse Ruhe“. Das gleiche berichtet auch BARKOW (S. 467) über die Murmeltiere (nach Untersuchungen von MANGILI): „Absolute Ruhe (von mir gesperrt), 14 tägiges Fasten in einer Temperatur von + 8—9° R., die in den Gemächern der Marmotten sich findet, versetzt die Tiere in den Winterschlaf“.

Es macht sich also bei den Haselmäusen im Gegensatz zu den erwähnten anderen Winterschläfern die Einwirkung einer niedrigen Außentemperatur auf den Eintritt des Winterschlafes viel schneller bemerkbar. Wieweit dies vielleicht mit einem ruhigeren Temperament der Haselmäuse zusammenhängt, mag dahingestellt bleiben.

Es ist bisher wohl noch nie gelungen, die Geschwindigkeit des Einschlafens bei Winterschläfern festzustellen. Der Grund ist der, daß bei jeder

Störung, wie sie ja durch das Kontrollieren nicht gut vermeidbar ist, das Einschlafen meist wieder rückgängig gemacht wird (vgl. auch HORVATH S. 179). Man kann sich hier nur auf Zufallsbeobachtungen stützen, die während des Einschlafens gemacht werden. Da ja bekanntlich beim Übergang zum Winterschlaf die Körperwärme zurückgeht, würde die Geschwindigkeit der Körpertemperaturabnahme — unter Berücksichtigung der auch beim nicht-winterschlafenden Tier normalerweise auftretenden Schwankungen der Optimaltemperatur — einen Maßstab für die Geschwindigkeit des Einschlafens darstellt. Wollte man also genau kontrollieren, so müßte ein Thermometer am Körper des Tieres oder doch in unmittelbarer Nähe desselben so angebracht werden, daß das Tier durch seine Gegenwart oder durch die Berührung mit ihm nicht gestört und am Einschlafen behindert würde. HORVATH versuchte, seine Ziesel allmählich an die Berührung durch das Thermometer zu gewöhnen, um dann das Einschlafen zu beobachten, jedoch ohne Erfolg.

Meine Beobachtungen an Haselmäusen lassen über die Frage der Temperaturabnahme und damit der Geschwindigkeit des Einschlafens keine Schlüsse zu. Nur so viel kann gesagt werden, daß die Tiere, die am Nachmittag noch wach waren, am nächsten Morgen im tiefsten Winterschlaf lagen. Dies war der Fall bei allen 3 Haselmäusen gleich beim Beginn der Versuche (Tabelle I, II, III): Am Nachmittag des 20. 12. waren sie wach, ihre Körpertemperatur betrug 36,75, 37,5 und 36,5°; am nächsten Morgen schliefen sie fest bei Körpertemperaturen von 6, 3 ³/₄ und 6 ¹/₄°.

β. Beziehung zur Raumtemperatur.

Wie schon aus dem Gesagten ersichtlich, spielt der Grad der Außentemperatur für das Eintreten des Winterschlafes eine wichtige Rolle. Bei den Beobachtungen am 31. 10., 11. und 25. 11. war die Zimmertemperatur, die tagsüber etwa 20° betrug, nachts auf etwa 12—15° gesunken. Versuchstier I schlief ferner bei einer Zimmertemperatur von 15° am 28. 12. ein. Da die im Schuppen, dem eigentlichen Versuchsraum, herrschenden Temperaturen in dem Winter außerordentlich tief waren, meist unter 0°, wurden Versuche in verschiedenen Kellerräumen mit mittlerer Temperatur angestellt, um die kritische Temperaturstufe, bei der der Eintritt des Winterschlafes erfolgt, festzustellen. Das festschlafende Versuchstier I wurde am 1. 2. 29 aus dem Schuppen in einen Kellerraum gebracht, wo die Temperatur am ersten Tag 11°, an den 3 folgenden 9° und am fünften Tage 9,75° betrug. Während nun das Tier am 2. und 3. 2. noch wach war, lag es am 4. 2. mit einer Körpertemperatur von 14° im leichten Winterschlaf. Das Versuchstier III, das bis dahin im kalten Schuppen regelmäßig schlief,

wurde vom 2. bis 8. in einen Kellerraum gebracht, in dem die Temperaturen von 7,5 bis 9° schwankten. Auch bei diesen Temperaturen fiel es in Winterschlaf. In gleicher Weise schlief es dann, als es vom 8. 2, bis 12. 2. in einem ungeheizten Saal mit Temperaturen von 7—10° gebracht wurde. Erst als es ins warme Zimmer zurück kam, in dem die Temperatur jetzt von 16—18° schwankte, war es wieder ständig wach.

Aus diesen Versuchen geht hervor, daß etwa bei 15—16° der kritische Punkt des Einschlafens für die Haselmaus liegt.

Ich muß hier die Angaben von BERTHOLD anführen, die dem zu widersprechen scheinen, wobei ich in Klammern die Temperaturen in Celsius einsetze. „Meine den ganzen Winter über im warmen Zimmer sich befindenden Haselschläfer sind fast nie einer Temperatur unter 8° R. (10° C.) meist einer solchen von 12—14° (15—17,5 C.) und mitunter einer solchen von 14—16° (17,5—20° C.) ausgesetzt und dennoch schlafen sie ganz ungestört fort (pg. 64)“. Im nächsten Absatz schränkt er diese Angaben bereits selbst ein: „Der Schlaf ist allerdings tiefer und anhaltender bei einer niedern äußern Temperatur, so daß man die Tiere bei dieser wohl 1 Stunde und länger umherwälzen kann, ohne daß sie sich regen, während sie in der Stubenwärme von 10—12° (12,5 15° C.) infolge eines ähnlichen Umherwälzens sich regen, namentlich den Kopf noch stärker gegen die Brust anziehen, oder auch wohl umgekehrt denselben etwas von der Brust entfernen — aber ebensowenig als in der Kälte aufwachen.“ Die Temperaturen von 10—12° R. (12,5—15° C.) bei denen BERTHOLD also leichten Winterschlaf feststellte, würden durchaus meiner Beobachtung: Einschlafen bei 15—16° C. entsprechen. Nun berichtet aber BERTHOLD nicht, wie das Verhalten der Tiere bei den höheren Temperaturen, also von 14—16° R. (17,5—20° C.) war. Ich habe Zweifel, ob es sich hier wirklich noch um fortlaufenden Winterschlaf handelt. Daß Haselmäuse bei einer Zimmertemperatur von 20° C. am Morgen noch schliefen, konnte ich ja selbst, wie oben berichtet, beobachten, in diesem Falle waren aber die Tiere bereits nachts eingeschlafen, als die Temperatur etwa 12—14° C. betrug, und wachten nun am Morgen bei steigender Temperatur (Heizung des Zimmers) allmählich auf. Leider führt BERTHOLD seine Beobachtungen nur kurz als bloße Tatsachen an, ohne seine Versuche genauer darzulegen, so daß es jetzt unmöglich ist, die näheren Begleitumstände zu berücksichtigen.

Ich habe die Angaben BERTHOLD's deshalb genauer erwähnt, weil auf sie auch in neueren und neuesten Abhandlungen immer wieder Bezug genommen wird und wichtige Schlüsse, vor allem die Unabhängigkeit des

Winterschlafeintritts von der Außentemperatur zurückgeführt werden. So erwähnt z. B. MERZBACHER die Untersuchungen BERTHOLD's, um den Nachweis zu erbringen, „daß die sogenannten Winterschläfer im Winter trotz des Fehlens von Kälte einschlafen können“ (pg. 221). Das Gleiche finden wir in dem erst kürzlich erschienenen Lehrbuch der Physiologie von JORDAN angeführt (pg. 300): „Die Ursachen des Winterschlafes oder des Erwachens nach ihm sind nicht bekannt. In der Temperatur allein darf man sie nicht suchen, denn die Haselmaus (*Muscardinus avellanarius*) kann man auch im warmen Zimmer zum Winterschlaf bringen). (A. A. BERTHOLD, ähnlich L. MERZBACHER bei der Fledermaus bei 14—16°).“

Es scheinen mir im Gegenteil die sonstigen Beobachtungen gerade darauf hinzudeuten, daß eine bestimmtere-lativ niedrige Temperaturstufe, die naturgemäß bei den einzelnen Winterschläfern je nach ihrer Prädestination zum Winterschlaf verschieden liegt, zum Eintritt des Winterschlafes notwendig ist. Beim Hamster konnte ich als kritische Temperatur etwa 9° feststellen. HORVATH berichtet (pg. 159): „Die Lufttemperatur, bei welcher der Winterschlaf der Ziesel am besten vor sich zu gehen scheint, ist zwischen +10° und +13° C.“ Die von MERZBACHER beobachteten Fledermäuse schliefen bei einer Temperatur von 14—16° C. ein. Nach MANGILI schlafen Murmeltiere bei einer Temperatur von 8—9° R. ein (nach BARKOW S. 467). BARKOW kommt nach Aufzählung zahlreicher Beispiele, auf die hier nicht näher eingegangen werden soll in der Zusammenfassung seines Kapitels: Ursachen und Wesen des Winterschlafes zu dem Schluß (pg. 504): „Wie groß auch die Autorität der Männer ist, welche es bestreiten, daß die Kälte Ursache des Winterschlafes ist, so ist ihre Einwirkung auf die Winterschläfer doch zu auffallend, als daß sie nicht neben den inneren Bedingungen als die wesentlichste und wichtigste äußere Ursache anerkannt werden müßte, obgleich die Einwirkung und der Grad der Kälte, der ertragen wird, nach Verschiedenheit des Organismus, außerordentlich verschieden ist.“ Schließlich seien hier auch die Worte PFLÜGER's zitiert (pg. 475), ohne dadurch mit ihm in allen Punkten übereinstimmen zu wollen: „Die Richtigkeit der Ansicht, daß allein die Temperatur die wesentliche Ursache des wachen oder lethargischen Zustandes der Winterschläfer ist, wird dadurch bewiesen, daß jeder Winterschläfer zu jeder Jahreszeit durch Kälte in Schlaf verfällt und darin verharret, solange die niedere Temperatur anhält, daß ferner jeder Winterschläfer aus irgend welchem Stadium seiner Lethargie durch künstliche Erhöhung der Temperatur erweckt werden kann und wach bleibt, wenn die Temperatur hoch bleibt“, und weiterhin sagt er: „Einige

Forscher sind an der richtigen Ansicht, daß nur die niedere Temperatur die Ursache des Winterschlafes sei, deshalb irre geworden, weil sehr heftige Kälte den warmblütigen Winterschläfer weckt.“ Zu diesem letzten Punkt soll im folgenden Kapitel eingehender Stellung genommen werden.

Die erwähnten Beispiele mögen genügen, um die Bedeutung der Temperatur als maßgebenden äußeren Faktor für den Eintritt des Winterschlafes bei einer Reihe von Winterschläfern vor Augen zu führen, und auf die Gefahr einer allzufrühen Verallgemeinerung gewisser doch noch recht zweifelhafter Beobachtungen aufmerksam zu machen.

b) Zustand des Winterschlafes.

α. Intensität des Schlafes.

Es ist öfters versucht worden, den Zustand des Winterschlafes in verschiedene Grade einzuteilen. MERZBACHER unterscheidet bei Fledermäusen vier Stadien, die dann beim Aufwachen aus dem tiefen Winterschlaf durchlaufen werden sollen und die durch verschiedene Grade der Nerventätigkeit charakterisiert sind. In ähnlicher Weise glauben PEMBREY und PITTS vier Stadien während des Erwachens bei den Haselmäusen (und dann auch beim Igel und Murmeltier) annehmen zu müssen. Endlich finden wir bei BARKOW drei verschiedene Grade des Winterschlafes beim Hamster angegeben, die gleichfalls auf Grund der Tätigkeit des Nervensystems, insbesondere auf Beantwortung von Außenreizen aufgestellt sind. Ich führte schon in meiner Arbeit über den Winterschlaf des Hamsters an, daß diese Einteilung in verschiedene Stadien doch nichts absolut Gegebenes ist, da ja ein mehr oder weniger gleitender Übergang vom einen zum anderen besteht. Wenigstens möchte ich hier, wo es gilt, nur den Verlauf und den Zustand des Winterschlafes zu charakterisieren, von einer derartigen Unterscheidung zunächst absehen und im großen und ganzen nur von leichtem und tiefem Winterschlaf sprechen, ohne eine genaue Definition aus gleichem Grunde geben zu wollen oder zu können (vgl. Abb. 1, pg. 221). Es ist ja auch m. E. der Grad der Nerventätigkeit viel schwieriger objektiv zu erfassen, da er viel mehr von individuellen Besonderheiten abhängig ist. Einwandfreier scheint mir daher die Körpertemperatur den Winterzustand der Tiere zu charakterisieren.

β. Allgemeines über Körpertemperaturen.

Es ist notwendig, einiges über die Methode des Temperaturmessens voranzuschicken. Häufig wurde bei Winterschläfern die Körperwärme rektal gemessen, ich erwähne nur HORVATH, PEMBREY und PITTS. Nun ist aber seit langem bekannt, daß beim erwachenden Tier der Vorderkörper

sich viel schneller erwärmt als der Hinterkörper (vgl. u. a. die Angaben von MERZBACHER pg. 227—28). Bei meinen Versuchen am aufwachenden Hamster konnte ich in einigen Abständen folgende Temperaturunterschiede feststellen: 13¹⁵ Uhr vorn 8—8,5, hinten 6°; 14¹⁰ Uhr vorn 19, hinten 8,5°; 14²⁰ Uhr vorn 25, hinten 10°; 14²⁵ Uhr vorn 25,5, hinten 12°; 14²⁹ Uhr vorn 28,5, hinten 13°; 14³⁷ Uhr vorn 32, hinten 14°. MERZBACHER mißtraut daher wohl mit Recht den Angaben älterer Autoren, die die Temperatur nur rektal gemessen haben, so z. B. den Behauptungen, daß Tiere mit sehr niedriger Körpertemperatur davonliefen; auch dies ist wieder ein Beispiel, wie wenig brauchbar oft ältere Angaben über Winterschläfer sind und wie vorsichtig man bei ihrer Verwertung sein muß.

Die Temperatur bei den Haselmäusen wurde in der Weise gemessen, daß ein besonders angefertigtes Thermometer, das zufolge der sehr dünnen Quecksilberröhre die Temperaturgrade sehr schnell anzeigte, in der Brustgegend fest an das Tier angepreßt wurde, was durch das kugelförmige Zusammenlegen des Körpers während des Winterschlafes noch erleichtert wurde. Wenn auch so nicht die wirkliche Innentemperatur festgestellt werden konnte, so wurden doch Werte gefunden, die die Zu- und Abnahme der Brusttemperatur in relativen Zahlen genau anzeigten. Daß übrigens die Zahlenwerte bei den Messungen der inneren und äußeren Körpertemperatur nicht allzusehr differieren, zeigen die Versuche von SAISSY an verschiedenen Winterschläfern (nach BARKOW pg. 160). Der leichteren Übersicht halber mögen sie hier in Tabellenform wiedergegeben sein.

Tabelle IV.

Vergleich der äußeren und inneren Körpertemperatur bei Winterschläfern nach SAISSY.

Lufttemperatur	Körpertemperatur von:							
	Fledermaus		Igel		Gartenschläfer		Murmeltier	
	innen	außen	innen	außen	innen	außen	innen	außen
17,6	24,8	24,0	28,8	28,0	30,4	29,2	30,4	29,0
14,4	23,8	22,4	27,2	26,4	28,8	24,8	30,0	27,0
5,6	11,2	9,6	12,0	11,0	18,4	16,8	—	—
1,0	4,0	3,2	4,0	2,6	3,2	2,4	4,0	4,0

Es ist danach die Innentemperatur nur wenig höher als die Außentemperatur.

Um bei den vorliegenden Versuchstieren die Differenz festzustellen, wurde das Tier III am Ende der Versuche während des tiefen Winterschlafes in der Brustgegend aufgeschnitten und die Bluttemperatur gemessen: Die

äußere Körpertemperatur betrug 2° die Bluttemperatur $3-3\frac{1}{5}^{\circ}$. Wenn auch dieser Versuch nur einmal gemacht werden konnte, so geben die erlangten Vergleichszahlen doch ungefähr einen Maßstab für die Berechnung der Innentemperatur bei den sonstigen Temperaturfeststellungen. Man muß also im folgenden für die angegebenen Zahlen wenigsten bei den niederen Körpertemperaturen etwa 1° dazu zählen, um die Innentemperatur zu erhalten. Dies würde auch ungefähr mit den in Tabelle IV gegebenen Vergleichszahlen bei den niederen Temperaturen übereinstimmen.

γ) Körpertemperatur und Schlafzustand.

Es ist erstaunlich, wie tief die Körpertemperatur der Haselmäuse im Zustand des festen Winterschlafes sinken kann (vgl. Tab. I—III unter Berücksichtigung des eben erwähnten Punktes). In zwei Fällen betrug die Körpertemperatur genau 0° bei einer Raumtemperatur von $-1,5^{\circ}$. Häufiger wurden Temperaturen von $\frac{1}{4}$, $\frac{1}{3}$ und $\frac{1}{2}^{\circ}$ beobachtet. In diesem Zustand des tiefsten Winterschlafes lagen die Tiere beim Aufdecken des Nestes völlig unbeweglich in der für sie charakteristischen Stellung: Bauchlage, Kopf abwärts auf die Brust gebogen und dem After genähert, die Hinterfüße dicht angezogen, die Vorderfüße über das Gesicht gebreitet und der Schwanz bogenförmig über den Rücken gelegt. Bei dieser vollständigen Erstarrung und Lethargie gaben die Tiere doch sehr häufig auf Berührungsreize hin Töne von sich, und zwar ein feines, sehr helles Piepen. Lautäußerungen in Form von Schreien oder Röcheln wurden ja auch beim Hamster während des tiefen Winterschlafes beobachtet. Die biologische Bedeutung solcher Lautäußerungen ist zunächst vollkommen unverständlich, denn sie sind kaum geeignet, etwaige Feinde, die ins Winterquartier eingedrungen sind, abzuschrecken; im Gegenteil würden diese wohl eher aufmerksam und angelockt werden.

In mehreren Fällen wurden bei den Haselmäusen Körpertemperaturen zwischen 3 und 6° (auch $6\frac{1}{4}^{\circ}$, $6\frac{1}{3}^{\circ}$) gemessen. In diesen Fällen erschien der Winterschlaf wohl ebenso tief wie bei den oben erwähnten Körpertemperaturen (vgl. z. B. Tab. III Beobachtungen am 21. 12., 28. 12, Tab. II am 8. 12, 12. 12), z. T. konnte aber ein kaum merklich weniger tiefer Winterschlaf konstatiert werden. Ich erwähne hier die Beobachtungen vom 21., am Versuchstier II (Tab. II), das bei einer Körpertemperatur von $3,75^{\circ}$ beim Berühren das Maul öffnete und die Füße bewegte, ferner die Beobachtung vom 28. beim gleichen Tier, daß bei einer Körpertemperatur von $3,5^{\circ}$ bereits schon beim Aufdecken des Nestes zu piepen anfängt und das Maul weit aufsperrt, und endlich die Beobachtung vom 21. 12. beim Versuchstier I (Tab. I), das bei 6° Körpertemperatur ein ähnliches Verhalten zeigte und

damit einen weniger tiefen Winterschlaf offenbarte. Es ist zweifellos das Verhalten der Tiere auch individuellen Schwankungen unterworfen.

Diese tiefe Körpertemperatur wurde naturgemäß nur dann erreicht, wenn die Raumtemperatur ebenso tief oder noch tiefer war. War die Raumtemperatur höher, wie z. B. bei den Versuchen, die in den Kellerräumen oder im Zimmer ausgeführt wurden, so zeigten die Tiere auch eine dementsprechend höhere Körpertemperatur und befanden sich in einem weniger tiefen Schlafzustand. In diesen Fällen kann man von leichtem Winterschlaf sprechen. Es erfolgte das Erwachen des Tieres bei Störung dann natürlich auch entsprechend schneller. Es ist klar, daß zwischen tiefem und leichtem Winterschlaf alle Übergänge bestehen und daß sich eine strenge Grenze zwischen beiden schon mit Rücksicht auf die spontanen und individuellen Verschiedenheiten nicht ziehen läßt. Ungefähr dürfte die Grenze zwischen 3 und 6° liegen. (Vergl. Abb. 1 auf pg. 221.)

d) Abhängigkeit von der Außentemperatur.

Fast in allen diesbezüglichen Arbeiten über Winterschläfer finden wir das Abhängigkeitsverhältnis der Körpertemperatur von der Aussentemperatur während des Winterschlafes erwähnt. Die in Tab. IV nach SAISSY zusammengestellten Daten zeigen dies für Fledermaus, Igel, Gartenschläfer und Marmelade. Andere Zusammenstellungen finden wir u. a. bei BARKOW und MERZBACHER und speziell für Haselmäuse bei BERTHOLD.

Auch aus den in Tabelle I—III zusammengestellten Beobachtungen ist diese Abhängigkeit ersichtlich. Der leichteren Übersicht halber ist die Beziehung der Körpertemperatur zur Außentemperatur unter Berücksichtigung des Schlaf- bzw. Wachzustandes des Tieres in Abb. 1 (siehe nächste Seite) graphisch dargestellt.

Bei der wachen Haselmaus schwankt also die Körpertemperatur in gewissen Grenzen. Die höchste Temperatur beträgt 37,5°, die tiefste 34°. Beim Einschlafen sinkt dann die Körpertemperatur und bleibt nur ein oder wenige Grade über der Raumtemperatur. Natürlich kann man nur schwer sagen, ob die Körpertemperatur im Augenblick der Messung schon ihren der Raumtemperatur entsprechenden tiefsten Stand erreicht hat oder ob sie noch weiter gesunken wäre. Letzteres ist z. B. anzunehmen bei der Beobachtung am 11. 2. am Versuchstier III, wo die Körpertemperatur bei einer Raumtemperatur von 7° noch 11 $\frac{2}{3}$ ° betrug, zumal das Tier vorher wach gewesen war.

Als geringste normalerweise beobachtete Körperwärme, die während des tiefsten Winterschlafes erreicht wird, wurde, wie schon oben erwähnt

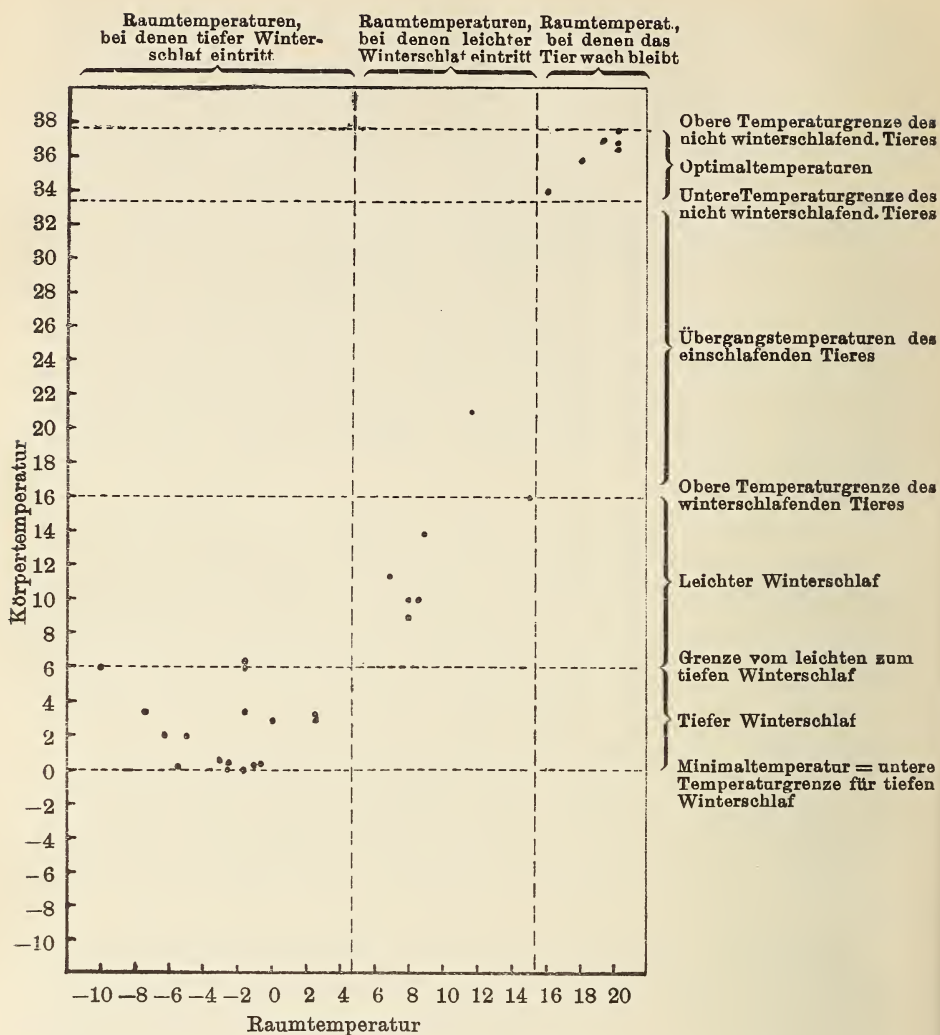


Abb. 1. Graphische Darstellung der Beziehung zwischen Körpertemperatur und Raumtemperatur bei der Haselmaus. (Auszug aus Tab. I—III, jeder Punkt entspricht einer Beobachtung.)

etwa $\frac{1}{5}$ bis $\frac{1}{2}^{\circ}$ (in zwei Fällen 0°) festgestellt. Wir können diese Temperatur als die Minimaltemperatur der winterschlafenden Haselmäuse gegenüber der Optimaltemperatur der wachen Tiere bezeichnen. Ein tieferes Sinken wurde niemals beobachtet, auch wenn die Außentemperatur noch so viele Grade unter 0 betrug. Derartig tiefe Körpertemperatur bei Winter-

schläfern wurden auch sonst von anderen beobachtet (vergl. BARKOW, MERZBACHER). Man darf wohl annehmen, daß dies die tiefsten Körpertemperaturen sind, die Warmblüter ohne Schaden überhaupt annehmen können. Wenn auch HORVATH bei einem Ziesel unter künstlicher Einwirkung von Kältegraden eine Körpertemperatur von $-0,2^{\circ}$ beobachtete, so geht doch aus allen sonstigen Beobachtungen hervor, daß Temperaturen unter 0° wohl den Tod des Tieres herbeiführen. In diesem Sinne stellt auch PFLÜGER fest (p. 475): „daß die innere Temperatur des warmblütigen Winterschläfers, wie durch genau bekannte Versuche festgestellt ist, ohne Gefährdung der Gesundheit bestimmt beim Murmeltier bis auf $+4^{\circ}$ R., bei der Fledermaus auf $3\frac{1}{5}^{\circ}$ R., bei der großen Haselmaus auf $2\frac{2}{5}^{\circ}$ R., beim Igel auf $2\frac{3}{5}^{\circ}$ R. und vielleicht noch tiefer herabgehen darf, während 0° tödlich ist“.

Für den Hamster konnte ich als Minimaltemperatur, also als tiefste Temperatur, die bei ihm während des Winterschlafes erreicht wird, $4\frac{3}{4}^{\circ}$ feststellen. Auch hier wurde diese Temperatur bewahrt, obwohl die Außentemperatur noch tiefer sank.

Die Tatsache, daß bei einem bestimmten, für die einzelnen Winterschläfer verschieden tief liegenden Temperaturgrad das Sinken der Temperatur plötzlich aufhört, also die Temperaturregulation wieder einsetzt, scheint mir bisher viel zu wenig Beachtung gefunden zu haben. Noch in den neusten Lehrbüchern über die Physiologie finden wir als charakteristisch für den Winterschlaf das Aufhören der Wärmeregulation angegeben. BUDDENBROCK schreibt (pg. 379): „Die Herabsetzung der Temperatur hat naturgemäß zur Voraussetzung, daß die Wärmeregulation zum Wegfall kommt, welche normalerweise die Bluttemperatur und damit den ganzen Stoffwechsel in die Höhe treibt. So gewinnen wir die Einsicht, daß an der Erscheinung des Winterschlafes das Fehlen der Wärmeregulation das Bestimmende ist. Daß diese in der Tat fehlt, zeigt die geradlinige Abhängigkeit der Körpertemperatur von derjenigen der Umgebung“. (Vergl. auch JORDAN pg. 300). Das Aufhören der Regulation für die Optimaltemperatur liegt allerdings klar auf der Hand. Auch wenn die Außentemperatur noch relativ hoch ist, das Tier dann also auch noch nicht im tiefsten Winterschlaf liegt, ist von einer Körpertemperaturregulation nichts zu merken. Erst wenn bei tiefer Außentemperatur die tiefstmögliche Körpertemperatur, bei der das Tier noch lebensfähig ist, erreicht ist, setzt die Wärmeregulation ein, durch die die Körperwärme auf dem betreffenden Punkte erhalten wird.

e) Dauer des Winterschlafes.

Für die noch keineswegs gelöste Frage (s. pg. 214), ob die Haselmäuse einen ununterbrochenen Winterschlaf halten, oder ob sie von Zeit zu Zeit aufwachen, lassen die in den Tabellen zusammengestellten Daten gewisse Schlüsse in der Richtung zu, daß der Winterschlaf durchaus kein ununterbrochener ist. Leider wurden die diesbezüglichen Beobachtungen öfters unterbrochen, da die Tiere durch Temperaturmessungen u. a. in ihrem Winterschlaf gestört werden mußten. Schon die Tatsache aber, daß die Tiere dann, wenn sie aus dem Winterschlaf künstlich erweckt wurden, fast regelmäßig Nahrung zu sich nahmen und bisweilen auch längere Zeit wach blieben, spricht gegen den fortdauernden Schlaf (vergl. z. B. Tab. I Beobachtung vom 28. 1. bis 1. 2.)

Verfolgen wir noch einmal den Verlauf des Winterschlafes bei der Haselmaus II (Tab. II) vom 11. 1. an. An diesem Tage, oder wohl richtiger in der vergangenen Nacht ist sie wach gewesen. Sie schläft nun bis zum 22. 1., an welchem Tage die Körpertemperatur gemessen wird und das Tier durch die Berührung dann aufwacht (Futterentnahme am 24. 1. festgestellt). Von nun an wird sie nicht gestört und schläft bis 31. 1. An diesem Tage bzw. in der Nacht zum 1. 2. muß sie aufgewacht sein, denn am 1. 2. ist vom Futter gefressen. Sie hat also 9 Tage geschlafen, ist dann von allein erwacht und hat gefressen, um dann aber sofort wieder einzuschlafen. Durch die Temperaturkontrolle am 1. 2. wacht sie wieder auf, frißt wieder und schläft am nächsten Tage (2. 2.). Durch die abermals vorgenommene Temperaturkontrolle (6⁰) wacht sie auf und frißt. An den folgenden Tagen wird sie nicht gestört und schläft nun bis zum 6. 2. An diesem Tage, bzw. in der Nacht vom 6. zum 7. 2. muß sie (ohne vorangegangene Störung!) aufgewacht sein, denn am 7. 2. ist Futter entnommen worden. Sie hat also in diesem Falle nur 3—4 Tage geschlafen.

Diese und ähnliche Beobachtungen legen — ganz abgesehen von den Angaben über das Speichern von Vorräten — den Schluß sehr nahe, daß die Haselmäuse auch draußen keinen ununterbrochenen Winterschlaf halten, sondern von Zeit zu Zeit aufwachen und Nahrung zu sich nehmen. Meist erfolgt dann wohl das Wiedereinschlafen unmittelbar danach. Infolge dieses schnellen Wiedereinschlafens ist es auch zu erklären, daß BERTHOLD bei seinen Beobachtungen an Haselmäusen, wie schon eingangs erwähnt, dazu kam, einen ununterbrochenen Winterschlaf anzunehmen.

Leider reichen die Beobachtungen nicht aus, um festzustellen, wie oft das Aufwachen aus dem Winterschlaf erfolgt. Für den Hamster konnte ich eine längste Schlafdauer von 5 Tagen feststellen. Die gleiche Schlafdauer

(5 Tage) gibt HORVATH für das Ziesel an. Sicherlich werden hier auch individuelle Verschiedenheiten eine Rolle spielen.

c. Aufwachen aus dem Winterschlaf.

α) Ursachen des Erwachens.

Ueber die Ursachen des normalen Aufwachens während der Winterschlafperiode äußert sich m. W. nur HORVATH, und zwar dahin, daß er den Druck, den die gefüllte Harnblase auf das Tier ausübt, als solche annimmt: „Da die Tiere während des Schlafes fühlen, so besteht kein Grund gegen die Annahme, daß die Tiere während des Schlafes auch die pralle Füllung der Harnblase fühlen können und diesem Bedarf nachkommend, erwachen“ (pg. 63). An meinen Haselmäusen konnte ich keine dahingehenden Untersuchungen anstellen. Nur einmal konnte beobachtet werden, allerdings beim künstlichen Aufwecken, daß das Tier als es nahezu wach war, Exkremente von sich gab.

Künstlich lassen sich Haselmäuse sehr leicht durch Berühren erwecken, wenn sie auch nicht so empfindlich sind, wie etwa der Hamster. Bei diesem genügt nach meinen Erfahrungen schon die geringste Berührung, ja schon bisweilen das Aufdecken des Nestmaterials, um das allmähliche Aufwachen auch aus tiefem Winterschlaf einzuleiten. Hauptsächlich maßgebend ist hierbei naturgemäß die Stärke und Dauer des Berührungsreizes. Nach dem Messen der Körpertemperatur, wobei verständlicherweise ein starker und länger anhaltender Reiz auf das Tier ausgeübt wurde, erfolgte, wie aus den Tabellen ersichtlich, in den meisten Fällen ein Aufwachen. Genauere Beobachtungen wurden an dem Versuchstier III (Tab. III) angestellt.

Am 29. 1. lag es bei einer Raumtemperatur von -2° im tiefen Winterschlaf. Um 11 Uhr wurde es kontrolliert und diesmal nur leicht mit dem Finger einmal angerührt; 14,30 Uhr schläft es noch ebenso fest. Jetzt wurde es noch einmal in gleicher Weise leicht berührt und zur genaueren Kontrolle ein dürres Blatt so über das schlafende Tier gelegt, daß es bei einer Bewegung desselben, wie sie beim Aufwachen erfolgen würde, aus seiner Lage gebracht werden mußte. Am nächsten Tage liegt das Tier 11,50 Uhr noch in gleicher Lage, ist also durch die leichte Berührung nicht erwacht. Jetzt wurde es kurz aus seinem Nest genommen und durch einmaliges Zurückbiegen des Kopfes aus seiner zusammengerollten Stellung gebracht. Der Erfolg war, daß es um 15 Uhr wach war. Dieser stärkere Berührungsreiz hatte also das Aufwachen eingeleitet. Am 31. 1. wurde das wieder fest schlafende Tier leicht berührt, wobei es einen leise piependen Laut von sich gab und seine Lage durch ein aufgelegtes

Blatt markiert; wie die Kontrolle am nächsten Tage zeigte, war es nicht erwacht. Nun wurde das Tier in der Weise gestört, daß es aus seiner normalen Schlaf Lage herausgenommen und herumgedreht wurde, so daß es also auf den Rücken zu liegen kam; überflüssig starke Berührung wurde vermieden. Am nächsten Tage (2. 2.) lag es wieder in richtiger Lage, ohne aber wohl völlig wach gewesen zu sein, denn es hatte nichts gefressen. Jedenfalls zeigt dieser Versuch, daß das mit leichter Berührung verbundene Verändern der normalen Lage genügt, um das Aufwachen wenigstens einzuleiten. Unklarer sind die Versuche an den folgenden Tagen, wo auch beim Temperaturmessen teilweise kein Aufwachen erfolgt zu sein scheint, wenigstens hatte das Tier dann nicht gefressen. Zweifellos werden hier auch individuelle Unterschiede bei verschiedenen Tieren und spontane Unterschiede bei ein und demselben bestehen.

Eine weit verbreitete Ansicht, die gerade auch in neueren Abhandlungen über den Winterschlaf Aufnahme gefunden hat, ist die, daß allzustarke Kälte und damit verbunden enorm tiefes Sinken der Körpertemperatur als Weckreiz wirkt und ein Erwachen der Tiere herbeiführt. Die biologische Bedeutung scheint recht plausibel: Das Erwachen soll das Tier vor dem Erfrieren schützen und ihm die Möglichkeit geben, sich durch Bewegung zu erwärmen und Nahrung zu sich zu nehmen. Auf Grund der Tatsache, daß die Regulation für die Optimaltemperaturen beim Beginn des Einschlafens aufhört, nahm man an, daß die Körpertemperatur parallel der Außentemperatur immer tiefer sinkt, bis sie einen Punkt nahe dem Null-Grad erreicht, wo das Leben des Tieres gefährdet ist; hier soll diese tiefe Körpertemperatur ein Schmerzgefühl auslösen, durch das das Tier aufwacht. Dem widersprechen aber gerade die von mir gemachten, oben ausgeführten Beobachtungen am Hamster und an der Haselmaus, daß nämlich durch Wiedereinsetzen der Temperaturregulation die erlangte Minimaltemperatur konstant erhalten bleibt, auch wenn nun die Außentemperatur noch tiefer sinkt. Die Haselmaus II schlief am 11. 1. bei einer Raumtemperatur von -5° ein, blieb ständig im Winterschlaf, während dessen die Raumtemperatur zunächst bis auf $-\frac{1}{2}^{\circ}$ stieg, dann wieder auf -5° fiel, auf 0° stieg und wieder auf -1° fiel. Als die Haselmaus dann am 22. 1. gestört wurde, betrug die Körperwärme $\frac{1}{3}^{\circ}$, eine Temperatur, die sie, wie mit Sicherheit anzunehmen, die ganze Zeit über gehabt hat. Als die gleiche Haselmaus nach längerem Winterschlaf am 31. 1. von allein erwacht, beträgt die Raumtemperatur nur -3° , und sie schläft wieder fest (Körpertemperatur 2°) am nächsten Tag bei einer Raumtemperatur von $-6\frac{1}{4}^{\circ}$ u. s. f. Sie schläft nach vorangegangener Störung am 2. 2. (Außentemperatur -10°), am 3. 2. wieder bei -9° ,

bleibt im Winterschlaf bei -7° (4. 2.), -6° (5. 2.) und wacht bei ebenfalls -6° am 6. 2. von selbst wieder auf, liegt aber bei -9° am 7. 2. bereits wiederum im Winterschlaf. Irgendeine Beziehung zwischen selbständigem Aufwachen oder Wiedereinschlafen und niedriger Außentemperatur ist also nicht ersichtlich. In gleicher Weise schlief auch die Haselmaus III bei Temperaturen von -10° am 2. 2., wobei die Körpertemperatur $1\frac{1}{2}^{\circ}$ betrug.

In diesem Zusammenhang wäre es eine interessante Aufgabe, festzustellen, wieviel Kältegrade Winterschläfer überhaupt ertragen können, ohne Schaden zu erleiden, mit anderen Worten, wie lange der Regulationsapparat für die Erhaltung der Minimaltemperatur intakt bleibt, und wann der Punkt erreicht wird, wo die Körpertemperatur weiter sinkt und das Tier erstarbt. Es liegt mir bei Haselmäusen nur eine Beobachtung vor, die vielleicht für diese Frage in Betracht kommt. Das Versuchstier II lag am 12. 2. bei der tiefsten, je beobachteten Raumtemperatur von -14° im Winterschlaf mit $4,5^{\circ}$ Körpertemperatur, nachdem sie vorher am 10. 2. oder 11. 2. — leider wurde an diesen Tagen nicht kontrolliert — wach gewesen und gefressen hatte. Ob sie nun nach der Temperaturmessung erwachte oder gleich weiter schlief, wurde nicht festgestellt. Am nächsten Tage lag sie bei einer Raumtemperatur von -13° tot und in der Schlafstellung erstarbt im Nest. Es wäre verkehrt, auf Grund dieses einen Falles behaupten zu wollen, die Haselmaus sei infolge zu hoher Kälte eingegangen. Es ist ja bekannt, daß gefangene Haselmäuse im Winterschlaf leicht eingehen, häufig wohl infolge Feuchtigkeitsmangels. Hinzu kommt in unserem Falle die häufige Störung im normalen Verlauf des Winterschlafes durch künstliches Erwecken, vielleicht auch anormale Fütterung u. a. m. Es wäre aber sicher recht wertvoll, die hier angeschnittene Frage weiter zu verfolgen. Bemerkt sei hier allerdings, daß diese Frage wohl kaum für die Winterschläfer von praktischer Bedeutung sein dürfte, da sie in der freien Natur in ihren Verstecken wohl niemals so tiefen Temperaturen ausgesetzt sind, daß ihre Existenz gefährdet würde.

Die Beobachtungen am Hamster und an der Haselmaus sprechen gegen die Annahme, daß Temperaturen unter 0° oder sogar weit unter 0° einen Weckreiz auf die Tiere ausüben, im Gegenteil, die Tiere schlafen unverändert fest weiter. Ich muß mich daher gegen die Allgemeingültigkeit von dem Bestehen der Weckreiztemperaturen wenden, die leider so weitgehend die Ansicht über das Problem des Winterschlafes bestimmt haben. Schreibt doch z. B. BUDDENBROCK (pg. 378): „Ein Aufwachen des Tieres kann andererseits auch durch zu große Kälte bewirkt werden, worin sich der große

Gegensatz offenbart, der zwischen dem winterschlafenden Säugetier und einem Kaltblüter in gleicher Lage trotz mancher Ähnlichkeit bestehen bleibt.“

Betrachten wir daraufhin die sonstigen, in der Literatur gemachten Angaben vom Erwachen der Winterschläfer bei niedrigen Temperaturen, so finden wir auch hier viel Unklarheit und Unrichtigkeit, die auf falscher Versuchsanordnung basiert. So spricht MERZBACHER fälschlicherweise auf Grund der Angaben von PFLÜGER von Weckreiztemperaturen beim Murmeltier ($= 4^{\circ} \text{ R.}$), bei der Fledermaus ($= 3,5^{\circ} \text{ R.}$), bei der Haselmaus ($= 2,5^{\circ} \text{ R.}$) und beim Igel ($= 2,5^{\circ} \text{ R.}$), während PFLÜGER (zitiert auf pg. 221) hiermit in nicht mißzuverstehender Weise nur den Temperaturgrad kennzeichnen wollte, bis auf den die Körpertemperatur der besagten Tiere herabsinken kann (Minimaltemperatur), und während er als Wecktemperaturen ausdrücklich nur die unter 0° bezeichnet. Auch sonst geht aus den Angaben MERZBACHER's (vergl. pg. 223) hervor, daß die Ansichten über das Erwachen bei Kältegraden recht verschieden sind; für Fledermäuse, die MERZBACHER selbst genauer untersuchte, gibt er ausdrücklich an, daß diese eine „Ausnahme“ machen und nicht erwachen. Ich glaube, daß viele das Kälteerwachen betreffenden Beobachtungen auf dem Fehler beruhen, daß die Tatsache des leichten Aufwachens infolge eines nicht zu vermeidenden Berührungsreizes außer acht gelassen wurde. So hat z. B. HORVATH seine Ziesel, nachdem er sie kälteren Temperaturen ausgesetzt hatte, während des Versuches kontrolliert und die Körpertemperatur gemessen. Trotzdem führt er aber das darauf folgende Erwachen auf den einwirkenden Kältereiz zurück, während man wohl nach all den sonstigen Beobachtungen annehmen kann, daß das Erwachen eben durch den Berührungsreiz ausgelöst wurde. Ähnlich verhält es sich mit den Angaben von BARKOW (pg. 177).

Ich glaube daher, daß es verfrüht, wenn nicht überhaupt unrichtig ist, Kältetemperaturen als Weckreiz für alle Winterschläfer anzunehmen und auf Grund von teilweise doch noch recht fraglichen Beobachtungen allgemeine Gesichtspunkte für den Winterschlaf der Warmblüter aufzustellen.

β) Verlauf des Aufwachens.

Es bleibt noch übrig, den Verlauf des Aufwachens aus dem Winterschlaf bei den Haselmäusen näher zu betrachten. Wir können uns hier kürzer fassen, da nichts prinzipiell Neues beobachtet wurde und das Erwachen bei Winterschläfern schon öfters beschrieben wurde. Es sind stets wieder die typischen Erscheinungen: Zunahme der Atemfrequenz, Lautäußerungen,

hier in Gestalt von mehr oder weniger lautem Piepen, Muskelzittern und Zuckungen vor allem im Vorderkörper, Zunahme der Reflexbewegungen und dann der höheren Sinnesfunktionen, Öffnen der Augen und schließlich völliges Erwachen. Auch bei den Haselmäusen ist die Geschwindigkeit des Erwachens abhängig von der Stärke und vor allem der Dauer des Weckreizes: Die Tiere wachen bei dauernder oder doch oft wiederholter Kontrolle oder auch beim Überführen aus dem kalten Versuchsraum in das geheizte Zimmer schneller auf als bei einmalig wirkendem Weckreiz und Verbleiben im Versuchsraum. Auffallend ist die enorme Geschwindigkeit der Temperaturerhöhung. Das Versuchstier I schlief am 21. 12. im kalten Raum bei einer Temperatur von $-1,5^{\circ}$; beim Aufwecken um 13 Uhr betrug die Körpertemperatur 6° ; nachdem das Tier dann ins warme Zimmer gebracht war, war die Körpertemperatur 13,15 Uhr auf 14° gestiegen und es zeigten sich leichte Krampfbewegungen; 13,30 Uhr betrug die Körpertemperatur bereits 25° und die Augen waren schon etwas geöffnet; 13,35 Uhr war eine Körperwärme von 27° erreicht und das Tier saß aufrecht im Nest; 13,40 ist es dann völlig wach bei einer Körpertemperatur von 36° und rennt davon. Auch die zur gleichen Zeit aufgeweckten Versuchstiere II und III waren nach einer Stunde wach. In kürzeren Abständen wurde das Versuchstier III am 7. 1. beim Aufwachen beobachtet. Die einzelnen Beobachtungen sind in Tab. V (siehe nächste Seite) zusammengestellt.

Danach brauchte das Tier, um seine Körpertemperatur von 0° auf 32° zu erhöhen, genau 1 Stunde 40 Min., von denen es 1 Stunde 15 Minuten im kalten Versuchsraum zubrachte und die übrigen 25 Minuten im warmen Zimmer. Das zur gleichen Zeit, aber in längeren Abständen beim Aufwachen beobachtete Versuchstier II brauchte längere Zeit, bis es völlig wach war. Bei ihm war die Temperatur 14³⁶ Uhr erst auf $14\frac{3}{4}^{\circ}$ gestiegen, während Versuchstier III schon eine Temperatur von 20° erreicht hatte. Wie schnell das Erwachen aus tiefem Winterschlaf unter Einwirkung dauernder starker Reize erfolgen kann, zeigt folgender Versuch. Haselmaus II wurde am 22. 1. aus dem kalten Versuchsraum (Raumtemperatur -1°), in dem es 15⁵⁰ Uhr bei einer Körpertemperatur von $1\frac{1}{3}^{\circ}$ im Winterschlaf lag, zum Photographieren ins Zimmer gebracht und hier sehr grellem elektrischen Lampenlicht (500kerzige Birne) und dementsprechend hoher Wärme ausgesetzt. Sofort stieg die Körpertemperatur an und hatte 16²² Uhr 31° erreicht, wobei das Tier völlig wach wurde. Das Aufwachen hatte also 32 Minuten gedauert und in dieser Zeit war die Körpertemperatur um $30\frac{2}{3}^{\circ}$ gestiegen.

Wie die Versuche zeigen, liegt etwa bei $31-32^{\circ}$ der Punkt, wo das

Tier völlig wach ist. Gewöhnlich steigt die Temperatur beim wachen Tier noch um einige Grade.

In diesem Zusammenhang sei noch die Beobachtung am Versuchstier III vom 18. 2. erwähnt. Dem Tier wurde während des Winterschlafes (Körpertemperatur 2°) die Leibeshöhle geöffnet, um die Innentemperatur festzu-

Tabelle V.

Beobachtungen über das Aufwachen der Haselmaus III am 7. I. 29.

Beobachtungszeiten	Körpertemp.	Bemerkungen über den Zustand des Tieres.
13,25	0°	Tiefer Winterschlaf, leises Piepen
13,35	1,5	Piept lauter
13,43	3	Maul geöffnet
13,46	4	
13,50	5	Dauerndes Piepen beim Anfassen
13,54	$5\frac{2}{3}$	Atmet unruhig
13,56	6	Liegt wieder ruhiger
14,05	$9\frac{2}{3}$	Vorderkörper in Erregung: Atembewegung. Zucken in den Vorderfüßen
14,10	11	Bewegung in den Hinterfüßen
14,13	12	
14,15	13	Zucken sehr stark
14,19	14	
14,25	15,5	
14,30	16,5	Zucken und Zittern sehr stark, Vorderfüße krallen sich ein, Hinterteil noch wie gelähmt.
14,34	19,5	
14,40	20,5	Kommt jetzt ins warme Zimmer (20°)
14,47	23,5	Augen sind geöffnet, liegt ziemlich ruhig, kriecht etwas umher, Körperbewegungen ruhig, leises Piepen
14,50	24	
14,55	25	
14,56	26	
14,58	28	
15,00	30	
15,01	31	
15,02	$31\frac{1}{3}$	
15,04	31,75	
15,06	31,75	Ist völlig wach, läßt sich nicht mehr halten. Temperatur steigt noch auf 32° , wurde dann nicht mehr kontrolliert.

stellen und auf diese Weise, wie schon früher erwähnt, einen Maßstab für die Differenz zwischen innerer und äußerer Körpertemperatur zu bekommen. Das Thermometer wurde in die Brusthöhle eingeschoben, das Herz aber allem Anschein nach dabei nicht verletzt. Die Temperatur betrug unmittelbar nach dem Aufschneiden etwa 3° also 1° mehr, als die vorher gemessene

äußere Körpertemperatur. Als nun das Tier ins warme Zimmer gebracht wurde, stieg hier das noch immer im Körper liegende Thermometer innerhalb von 8 Minuten auf 10° ; das Tier bewegte sich und machte typische Aufwachbewegungen. Zur Kontrolle, ob nicht etwa die Zimmertemperatur Einfluß auf das Steigen des Thermometers hatte, wurde das Tier wieder ins Kalte gebracht und nun zeigte es sich, daß die Temperatur im Innern des Tieres noch eine Viertelstunde auf etwa 10° stehen blieb, erst dann setzte, wohl mit dem nunmehr eingetretenen Tod das Sinken der Körpertemperatur ein. Dieser Versuch zeigt, daß auch bei dem lebensgefährlich verletzten, winterschlafenden Tier, zunächst ein Steigen der Temperatur eintritt, also der Ansatz zum Erwachen aus dem Winterschlaf gemacht wird.

D. Zusammenfassung.

Der Eintritt des Winterschlafes erfolgt bei den Haselmäusen nach vorhergegangener Periode des Wachens sehr schnell, im Gegensatz zum Hamster, Ziesel und Murmeltier, die zunächst eine gewisse Zeit der Ruhe brauchen.

Der Grad der Außentemperatur ist für das Einsetzen des Winterschlafes maßgebend. Aus den Versuchen geht hervor, daß etwa bei $15-16^{\circ}$ der kritische Punkt liegt, wo das Einschlafen erfolgt. Bei Temperaturen über 16° bleiben die Tiere wach. Aus den Literaturangaben geht hervor, daß auch andere Winterschläfer einer bestimmten niedrigen Außentemperatur ausgesetzt sein müssen, um in den Winterschlaf zu verfallen. Diese Tatsachen sprechen gegen die jetzt fast allgemein herrschende Ansicht, daß der Winterschlaf unabhängig von der Außentemperatur eintrete.

Man kann im allgemeinen tiefen und leichten Winterschlaf unterscheiden. Maßgebend für die Intensität des Winterschlafes ist die Körpertemperatur. Im Zustand des tiefsten Winterschlafes wurden bei der Haselmaus Temperaturen zwischen 0 und 1° gemessen (äußere Körpertemperatur!). Dies ist die Minimaltemperatur. In diesem Zustand ließen die Tiere häufig noch ein feines Piepen hören. Bei Temperaturen von etwa 6° schlafen die Tiere meist schon weniger fest (Übergang zum leichten Winterschlaf). Bei leichtem Winterschlaf erfolgt das Aufwachen naturgemäß schneller als bei tiefem Winterschlaf.

Während des Winterschlafes zeigt sich eine auffallende Abhängigkeit der Körpertemperatur von der Außentemperatur. Erstere beträgt nur ein oder wenige Grade mehr als letztere.

Wenn die Haselmäuse die Minimaltemperatur erlangt haben, sinkt die Körpertemperatur auch bei sehr tiefer Außentemperatur nicht weiter, es setzt dann also wieder eine Wärmeregulation ein; dies gilt auch für andere

Winterschläfer. Danach ist die weitverbreitete Ansicht, während des Winterschlafes höre die Wärmeregulation auf, nicht richtig.

Auch bei den Haselmäusen scheint der Winterschlaf, ähnlich wie beim Hamster, nicht ununterbrochen fortzudauern; es wachen vielmehr die Tiere von Zeit zu Zeit auf und nehmen Nahrung zu sich. Auch beim künstlichen Aufwachen fressen die Tiere meist.

Ein künstliches Aufwachen aus dem Winterschlaf läßt sich leicht durch Berühren des Körpers herbeiführen, doch ist ein stärkerer Berührungsreiz notwendig als z. B. beim Hamster; bei leiser Berührung schlafen die Tiere weiter.

Daß hohe Kältetemperaturen bei den Winterschläfern als Weckreiz wirken, trifft für die Haselmaus ebensowenig zu wie für den Hamster. Eine Verallgemeinerung dahingehender, noch recht zweifelhafter Beobachtungen ist daher nicht am Platze. Infolge des Wiedereinsetzens der Wärmeregulation beim Erreichen der Minimaltemperatur wird ein Erfrieren des Tieres verhindert.

Das Erwachen der Haselmaus aus dem Winterschlaf geht in der für Winterschläfer üblichen Weise vor sich. Je nach der Stärke und Dauer des Weckreizes erfolgt das Erwachen schneller oder langsamer. Die kürzeste Zeit, in der eine Haselmaus, bei Einwirkung sehr starker und andauernder Weckreize erwachte, war 32 Minuten, wobei die Körpertemperatur von $1\frac{1}{3}$ auf 31^0 stieg. Bei $31--32^0$ liegt der Punkt, wo das Tier völlig wach ist.

E. Literaturverzeichnis.

- BARKOW, H. C. L., 1846, Der Winterschlaf nach seinen Erscheinungen im Tierreich. Berlin 1846, Verlag A. Hirschwald.
- BERTHOLD, A. A., 1837, Einige Beobachtungen über den Winterschlaf der Tiere. Müllers Archiv (Arch. f. Anat. Phys. u. wiss. Med.), pg. 63.
- BREHMS Tierleben, Säugetiere II. 4. Aufl. Leipzig u. Wien 1914.
- BUDDENBROCK, W. v., 1924, Grundriß der vergleichenden Physiologie, 2. Teil. Berlin 1924, Verl. Gebr. Bornträger.
- EISENTRAUT, M., 1928, Über die Baue und den Winterschlaf des Hamsters (*Cricetus cricetus* L.). Zeitschr. f. Säugetierkunde 3, pg. 172.
- HORVATH, A., 1878/9, Beitrag zur Lehre über den Winterschlaf. Verh. d. med. phys. Ges. in Würzburg, 12 u. 13.
- — 1881, Einfluß verschiedener Temperaturen auf die Winterschläfer. ibid. neue Folge 15.
- JORDAN, H. J., 1929, Allgemeine vergleichende Physiologie der Tiere. Berlin-Leipzig 1929, Verl. Walter de Gruyter.
- LANG, A., 1899, Über den Saisonschlaf der Tiere. (Rektoratsrede). Zürich 1899, Verl. O. Wüßli.

- MERZBACHER, L., 1903, Untersuchungen an winterschlafenden Fledermäusen, I. Mitteilung: Das Verhalten des Centralnervensystems im Winterschlaf und während des Erwachens aus demselben. Pflügers Archiv 97.
- — 1904, Allgemeine Physiologie des Winterschlafes. Ergebn. der Physiologie 3, pg. 214.
- PEMBREY, M. S. u. WHITE, W. H., 1895, Heat Regulation in Hybernating Animals. Journ. Physiol. 18, pg. 477.
- — u. PITTS, A. G., 1899, The relation betw. the int. temp. and the respiratory movements of hybernating animals. Journ. Physiol. 24, pg. 303.
- PFLÜGER, E., 1875, Theorie des Schlafes. Pflügers Archiv 10, pg. 468.
- RABUS, A., 1881, Beiträge zur Kenntnis über den Winterschlaf der Siebenschläfer (*Muscardinus avellanarius*). Der Zoolog. Garten 22, pg. 32.
- WINTERSTEIN, H., 1910/4, Handbuch der vergleich. Physiologie 3, 2. Jena 1910—14. Verl. G. Fischer.
-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mammalian Biology \(früher Zeitschrift für Säugetierkunde\)](#)

Jahr/Year: 1929

Band/Volume: [4](#)

Autor(en)/Author(s): Eisentraut Martin

Artikel/Article: [18.\) Beobachtungen über den Winterschlaf der Haselmaus \(*Muscardinus avellanarius* L.\) 213-239](#)