Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie (Mainz 1981) Band X 1983

Die Bedeutung hoher Tagestemperaturen für die Anpassung der Stoffwechselleistung an wechselnde Umgebungstemperaturen

Peter Welbers

The influence of temperature on metabolism was determined in the lizard *Uromastyx acanthinurus* and the common newt, *Triturus vulgaris*, acclimated to fluctuating or constant temperatures. The oxygen consumption of *Uromastyx* increased with acclimation temperature. Lizards acclimated to diurnal changes of body temperatures had a greater metabolic rate than animals acclimated to constant temperatures.
The newts showed a pattern of partial metabolic compensation. The oxygen consumption of animals acclimated in the open to natural conditions was equivalent to the rate of newts held at constant laboratory temperatures corresponding nearly to the maximum diurnal temperature.

Fluctuating temperatures, metabolic compensation, oxygen consumption.

1. Einführung

Die meisten Tiere reagieren auf eine Änderung der Umgebungstemperatur mit einer Akklimatisation der Stoffwechselrate (PROSSER 1973). Im Hinblick auf die jahreszeitlichen Temperaturänderungen im Freiland wurden derartige Anpassungen in der Regel nach einer Vorbehandlung der Tiere mit langfristig konstanten Labortemperaturen untersucht. Viele terrestrische, ektotherme Tiere können jedoch im Freiland ihre Körpertemperatur durch Ausnutzung der Sonneneinstrahlung deutlich über die umgebende Lufttemperatur anheben. Ebenso haben Süßwasserorganismen die Möglichkeit, durch den Aufenthalt in der oberen Wasserschicht an sonnenexponierten Stellen sich deutlich über die mittlere Wassertemperatur aufzuwärmen. Freilandtiere sind daher mit dem Tag-Nacht-Wechsel erheblichen Temperaturschwankungen ausgesetzt, zusätzlich zu den längerfristigen jahreszeitlichen Änderungen der Tagestemperaturen. Während die Anpassung wechselwarmer Tiere an langfristig konstante Temperaturen recht ausführlich untersucht wurde, ist über die Akklimatisationsleistung bei tagesperiodisch wechselnden Körpertemperaturen wenig bekannt.

An Hand des Sauerstoffverbrauchs wurde daher bei zwei Tierarten, der Wüstenagame *Uromastyx acanthinurus* und dem Teichmolch, *Triturus vulgaris*, die Bedeutung hoher Tagestemperaturen für die Anpassung des Stoffwechsels an tagesperiodische Temperaturänderungen überprüft.

2. Methoden

Die Agamen konnten in einem Terrarium tagsüber (Licht 6-18 h) zwischen einem beheizten und unbeheizten Bereich wählen. Unter diesen Bedingungen änderten die Tiere tagesperiodisch ihre Körpertemperatur, indem sie sich tagsüber auf etwa 38 °C aufheizen ließen. Am späten Nachmittag (16-17 h) krochen sie, bevor die Heizlampe wieder abgeschaltet wurde, in den unbeheizten Bereich und kühlten dort auf eine Raumtemperatur von 25 bis 20 °C ab. Zum Vergleich der Stoffwechselrate bei diesen freiwillig gewählten tagesperiodischen Wechseltemperaturen wurden die Messungen nach vierwöchiger Anpassung an konstant 25 °C bzw. 35 °C durchgeführt. Die Bestimmung des Sauerstoffverbrauchs erfolgte mit einem paramagnetischen O_2-Analysator.

Die Molche wurden ganzjährig im Labor bei konstant 18 °C oder 8 °C in einem Licht-Dunkel-Wechsel von 12 : 12 (Licht 6-18 h) und unter Freilandbedingungen in einem kleinen Versuchsteich gehalten. Die Messung des Sauerstoffverbrauchs erfolgte mit einer Warburgapparatur.

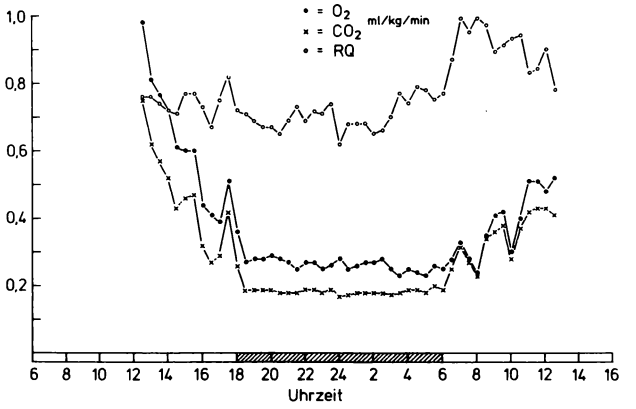

Abb. 1: Tagesgang der Stoffwechselrate von *Uromastyx acanthinurus*. Versuchstemperatur 20 °C. Akklimatisationsbedingung: 36-38 °C am Tag, 25 bis 20 °C in der Nacht. Die Kurven geben den Mittelwert von 6 Versuchstieren an.

3. Ergebnisse

3.1 Der Sauerstoffverbrauch von *Uromastyx*

Für die Bestimmung des Stoffwechsels wurden nur die Meßzeiten benutzt, bei denen die Tiere ohne sichtbare Aktivität ruhig in den Versuchsgefäßen lagen. Dennoch trat in allen Versuchstemperaturen ein deutlicher Tagesgang im Sauerstoffverbrauch auf (Abb. 1). Um den Einfluß der Akklimatisation unter vergleichbaren Bedingungen abschätzen zu können, soll im folgenden nur auf die Stoffwechselrate während der Nachtstunden eingegangen werden, da hier der O_2-Verbrauch der Tiere ein nahezu gleichbleibendes Niveau erreichte. Der Einfluß des Tiergewichts auf die Stoffwechselrate wurde nach der Gleichung $\dot{V}O_2$ (ml/kg/min) = a · x Gewicht^b (g) mit Hilfe von Regressionsberechnungen bestimmt (s. Tab. 1).

Tab. 1: Regressionskoeffizienten für die Abhängigkeit des Sauerstoffverbrauchs vom Tiergewicht: $\dot{V}O_2$ (ml/kg/min) = a · Gewicht^b (g) bei *Uromastyx acanthinurus*.
Die Tiere waren angepaßt an tagesperiodisch wechselnde Körpertemperaturen (38 °C am Tag/ 25-20 °C in der Nacht). T: Versuchstemperatur, N: Anzahl der Versuchstiere. Bei $P < 0.01$ ist der Anstieg der Regressionsgerade b signifikant von 1 verschieden.

T [°C]	a · 10^{-3}	b	P	N
20	0.45	0.90	$P < 0.01$	19
25	3.22	0.69	$P < 0.01$	20
30	4.66	0.70	$P < 0.01$	19
35	0.63	1.05	$P < 0.01$	19
38	0.71	1.06	$P < 0.02$	19

Während sich im Temperaturbereich von 20-30 °C ein deutlicher Einfluß des Gewichts auf den O_2-Verbrauch bemerkbar macht ($b < 1$), veratmen bei der bevorzugten hohen Körpertemperatur leichte und schwere Tiere pro Gramm Körpergewicht gleich viel Sauerstoff. Die Stoffwechselrate steigt bei diesen Temperaturen also proportional mit dem Gewicht an. Mit Hilfe der Regressionskoeffizienten läßt sich für die verschiedenen Versuchstemperaturen ein zu erwartender O_2-Verbrauch für ein Tier mit einem bestimmten Gewicht berechnen. Das mittlere Gewicht der Versuchstiere betrug 392 g. Der O_2-Verbrauch wurde deshalb für ein hypothetisches 400 g schweres Tier berechnet (Abb. 2).

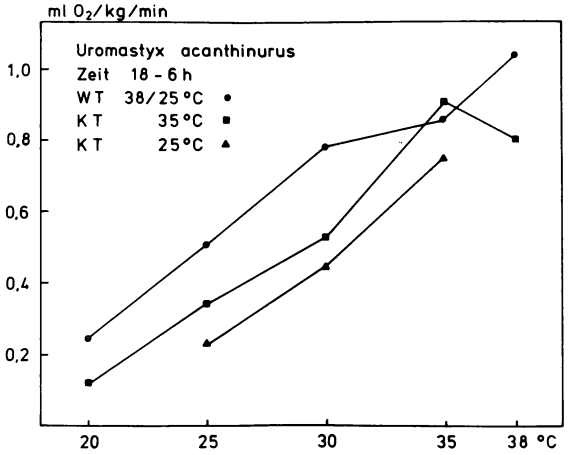

Abb. 2: Vergleich des Sauerstoffverbrauchs während der Nachtstunden (Zeit 18-6 h) nach Akklimatisation an tagesperiodische Wechseltemperaturen (WT) und Konstanttemperaturen (KT).
Die Kurvenpunkte wurden an Hand von Regressionsgleichungen für ein 400 g schweres Tier berechnet. Abszisse: Versuchstemperatur.

Entgegen einer erwarteten partiellen Temperaturkompensation, wie sie bei einer Reihe von Echsen beschrieben wurde (BENNET, DAWSON 1976), trat ein inverses Akklimatisationsmuster auf. Die Agamen verbrauchten nach Anpassung an kühle Temperaturbedingungen (25 °C) weniger O_2 als nach einer Vorbehandlung in warmen Bedingungen (35 °C). Solange sie jedoch tagesperiodisch ihre Körpertemperatur ändern konnten, hatten sie eine deutlich höhere Stoffwechselrate als nach Anpassungen an Konstanttemperaturen.

Tab. 2: P-Werte der Kovarianzanalyse für den Vergleich des Sauerstoffverbrauchs der drei Akklimatisationsgruppen, in Klammern der an Hand der Fehlerquadrate berechnete ω^2-Wert.

Versuchszeit 18 - 6 h

Akklimatisationstemperatur der Vergleichsgruppen	Versuchstemperatur [°C] 20	25	30	35	38
38/20 - 25		0.001 (72.7)	0.001 (46.1)	0.001 (8.9)	
38/20 - 35	0.001 (19.6)	0.001 (34.6)	0.001 (56.2)	0.324 -	0.001 (5.5)
35 - 25		0.001 (38.0)	0.001 (15.7)	0.001 (9.3)	

Zur statistischen Überprüfung, ob die Kurvenpunkte bzw. die zugrundeliegende Regressionsgerade signifikant voneinander verschieden sind, wurde ein Kovarianzanalyse durchgeführt. Tab. 2 gibt an, ob zwischen den Kurvenpunkten der verschiedenen Akklimatisationstemperaturen gesicherte Unterschiede bestehen. Mit einer Ausnahme lag der P-Wert immer unter 1%. Die P-Werte besagen jedoch nur, daß ein Einfluß der Akklimatisationstemperaturen auf die Stoffwechselrate besteht. Sie können aber nicht als ein Index für das Ausmaß dieses Einflusses angesehen werden. Als Maß für die Wirkung läßt sich die Größe ω^2 (Omega^2) (strength of association) (HAYS 1973) benutzen. Sie gibt den Anteil an der Gesamtvarianz an, der durch die verschiedenen Akklimatisationstemperaturen in der Variation des O_2-Verbrauchs hervorgerufen wurde.

Die Varianzanalyse zeigt nun, daß gerade in den hohen Temperaturen (35 und 38 °C) nur ein sehr kleiner Wert (ω^2) berechnet werden konnte - berechnete ω^2-Werte in Klammern unter den P-Werten - während in dem Temperaturbereich 20-30 °C hohe Werte auftraten (s. Tab. 2). Die Akklimatisation trägt also nur im unteren Temperaturbereich in hohem Maß zur Differenz im O_2-Verbrauch bei. Das bedeutet, durch die inverse Akklimatisation wird Energie nur im mittleren und unteren Temperaturbereich eingespart. Diese Reduktion des O_2-Verbrauchs könnte eine besondere Anpassung zum Überdauern in günstigen Witterungsperioden darstellen. *Uromastyx* wird im Freiland aktiv, solange die Echsen ihre bevorzugte Körpertemperatur von 35 bis 38 °C am Tage erreichen können (GRENOT 1976). Als Auslöser zur Verminderung des Stoffwechsels könnte die am Tage erreichte Körpertemperatur dienen. Je mehr diese unter der Vorzugstemperatur bleibt, desto stärker werden der O_2-Verbrauch gesenkt und ggf. die Freßgewohnheiten verändert. *Uromastyx* scheint daher ein ektothermes Tier zu sein, das die hohen Tagestemperaturen als Bezugspunkt zur Steuerung der Stoffwechselrate benutzen kann und daher wechselnde Körpertemperatur mit hohen Tageswerten vermutlich für eine gegenüber der mittleren Tagestemperatur erhöhte Stoffwechselrate als Basis für zusätzliche Bewegungsaktivitäten braucht.

3.2 Der Sauerstoffverbrauch des Teichmolchs

Auch beim Teichmolch könnten die hohen Tagestemperaturen als Bezugspunkt für die Akklimatisation des Stoffwechsels in tagesperiodisch sich ändernden Temperaturen dienen. Ein Vergleich der Stoffwechselraten von warm und kalt vorbehandelten Labortieren mit der Stoffwechselrate von Freilandtieren sollte Aufschluß über diese Frage geben. Bei der Aufarbeitung der O_2-Verbrauchswerte wurde entsprechend der für *Uromastyx* angegebenen Methode verfahren. Da die Molche dämmerungs- und nachtaktive Tiere sind, wurde hier die Stoffwechselrate während der Tagstunden zum Vergleich benutzt. Für die Beurteilung der Akklimatisationsleistung muß bei *Triturus* jedoch die Jahreszeit berücksichtigt werden. Denn nicht nur im Freiland, sondern auch im Labor läßt sich ein ausgeprägter Jahresgang im Stoffwechsel nachweisen, mit einem Minimum im Frühjahr (März/April) und einem Maximum im Frühsommer (Mai/Juni), wie im folgenden gezeigt wird.

Die an Hand von Regressionsgeraden für ein mittleres Tiergewicht von 1.3 g berechneten Stoffwechselraten ergaben im Frühjahr nur geringe Differenzen im Sauerstoffverbrauch (Abb. 3). Die gefundenen geringen Unterschiede zwischen den 8°- (Symbol ■) und 18 °C akklimatisierten Tieren (Symbol ●) sind jedoch bei den drei Versuchstemperaturen signifikant ($P < 0.01$), während die Freilandtiere und die 18 °C-Labortiere bei den niedrigen Versuchstemperaturen 5° und 10 °C jeweils gleich hohe Stoffwechselraten hatten ($P > 0.05$). Die Freilandtiere verhielten sich also bei den niedrigen Temperaturen so, als ob sie an etwa 18 °C angepaßt waren, obwohl die mittlere Tagestemperatur im Frühjahr nur 6 °C betrug.

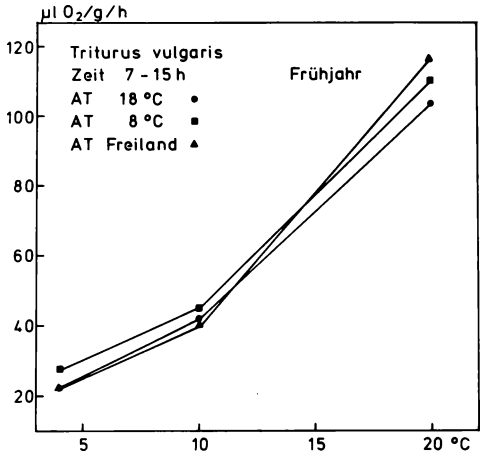

Abb. 3: Sauerstoffverbrauch während der Ruhephase (7-15 h; Licht 6-18 h) von *Triturus vulgaris* im Frühjahr (April/Mai).
Die Tiere wurden mehrere Wochen im Labor in 18 °C (●) und 8 °C (■) Konstanttemperaturen, die Freilandtiere (▲) ganzjährig unter Freilandbedingungen gehalten.

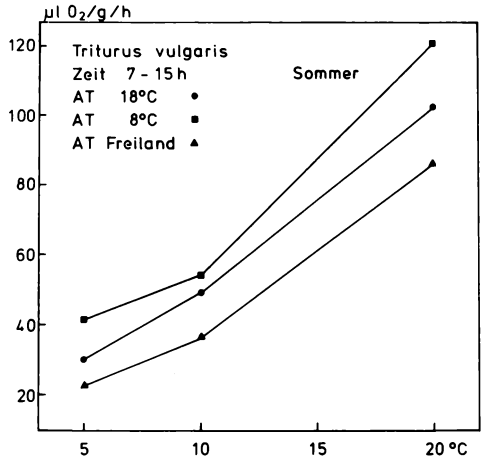

Abb. 4: Vergleich des Sauerstoffverbrauchs während der Ruhephasen (7-15 h; Licht 6-18 h) im Sommer (August/September).
Die Labortiere wurden über 5 Monate bei konstant 18 °C (●) oder 8 °C (■), die Freilandtiere (▲) ganzjährig unter natürlichen Bedingungen in einem Freigehege gehalten.

Die Kurvenpunkte von den drei Vergleichsgruppen des Sommers lassen sich bei allen Versuchstemperaturen statistisch gegeneinander absichern ($P < 0.01$) (Abb. 4). Die Freilandtiere (Symbol ▲) veratmen jetzt weniger Sauerstoff als die 18 °C-Labortiere (Symbol ●), was einer Akklimatisation an Temperaturen von über 20 °C entsprechen könnte.

Molche sind im Frühjahr nicht nur in der Abend- und Morgendämmerung, sondern während des ganzen Tages und in der Nacht lokomotorisch aktiv (HIMSTEDT 1971). Bei aktiven Molchen wird jedoch die Höhe der Stoffwechselrate nahezu unabhängig von der Akklimatisationsbedingung nur durch die Versuchstemperatur bestimmt. Im Frühjahr müßte daher der Effekt der Temperaturakklimatisation durch die gesteigerte Lokomotion überdeckt werden. Eine Temperaturakklimatisation des Stoffwechsels sollte daher im Frühjahr für die Freilandsituation nur geringe Bedeutung haben, solange die Tiere bei günstigen Temperaturbedingungen aktiv bleiben können.

Im Sommer ist die Laufaktivität der Molche am Tag sehr gering (vgl. HIMSTEDT 1971). Der Effekt einer Temperaturakklimatisation war daher im Sommer nicht durch Lokomotion verdeckt. Der geringe O_2-Verbrauch der Freilandtiere könnte auf eine unterschiedliche Akklimatisationsgeschwindigkeit an hohe bzw. tiefe Temperaturen zurückgeführt werden. Die Akklimatisationsgeschwindigkeit von Amphibien wurde hauptsächlich mit Hilfe der kritischen Maximaltemperatur (CTM) bestimmt (BRATTSTROM 1968). Die Anpassung der CTM bei einem Wechsel von niedrigen zu hohen Akklimatisationstemperaturen verlief jedoch schneller als die Rückakklimatisation an niedrige Temperaturen. Beim Leopardfrosch reichte der Aufenthalt in wenigen Temperaturzyklen aus, um ihn an die oberen Temperaturen tagesperiodischer Wechseltemperaturen anzupassen (HUTCHISON, FERRANCE 1970). Wenn man einen ähnlichen Zeitverlauf für die Temperaturanpassung des Stoffwechsels der Molche zugrundelegt, so sollte die Summation der täglichen Akklimatisationsleistungen dazu führen, daß die Tiere in wenigen Tagen an Temperaturen angepaßt sind, die deutlich über der mittleren Tagestemperatur liegen und nahe an die täglichen Temperaturspitzen herankommen. Die mittlere Tagestemperatur betrug im Gehege der Freilandtiere im Frühjahr ca. 6 °C und im Sommer 16 °C. Bei schönen Wetterperioden wurden jedoch Temperaturmaxima im Frühjahr um 20 °C und im Sommer von 22 bis 25 °C am Boden gemessen. Der O_2-Verbrauch der Freilandtiere im Frühjahr und Sommer scheint eine Anpassung an hohe Tagestemperaturen zu belegen. Zu beiden Jahreszeiten wurden Stoffwechselraten gemessen, die eher einer Anpassung an Temperaturmaxima entsprechen als einer Akklimatisation an die mittlere oder untere Tagestemperatur.

4. Schlußbetrachtung

Durch eine Akklimatisation an Temperaturen, die im Bereich der täglichen Temperaturmaxima liegen, wird der Toleranzbereich der Tiere zu hohen, der Vorzugstemperatur entsprechenden Temperaturen hin verschoben (Vorzugstemperatur von *Uromastyx* 38 °C; GÖTZ, ALBERS 1974), von *Triturus* 23.5 °C (STRÜBING 1954). Optimale Bedingungen treten daher für die Stoffwechselaktivität nur während sehr kurzer Tageszeiten auf. Für eine ökologische Bewertung dieser Anpassung ergeben sich bei Tieren, die deutlichen oder großen Temperaturschwankungen ausgesetzt sind, zwei Vorteile.

I. Hohe, die Stoffwechselrate vermindernde und daher schädigende Temperaturen werden auch bei einer plötzlichen Witterungsänderung nicht erreicht, so daß der Nahrungserwerb oder das Paarungsverhalten nicht beeinträchtigt werden.

II. Wird die Zeit mit Optimaltemperaturen für den Nahrungserwerb genutzt, so kann bei ungünstigen, kühlen Temperaturen, bei denen die Tiere inaktiv werden, durch eine Absenkung des Sauerstoffverbrauchs mehr Energie eingespart werden als bei einer Akklimatisation an die mittlere oder untere Tagestemperatur.

Literatur

BENNETT A.F., DAWSON W.R., 1976: Metabolism. Chap. 3. In: (Eds. GANS C., DAWSON W.R.): Biology of the Reptilia. Vol. 5. London (Academic Press).

BRATTSTROM B. H., 1968: Thermal acclimation in anuran amphibians as a function of latitude and altitude. Comp. Biochem. Physiol. 24: 93-111.

GÖTZ K.H., ALBERS C., 1974: Behavioral temperature regulation in the desert agama Uromastyx acanthinurus. Pflügers Archiv 347, R 22.

GRENOT C., 1976: Ecophysiologie du Lézard saharien Uromastyx acanthinurus Bell, 1825 (Agamidae herbivore). Pub. Lab. Zool. E.N.S. 7: 323.

HAYS W.L., 1973: Statistic for the social sciences. New York (Holt, Rinehart & Winston).

HIMSTEDT W., 1971: Die Tagesperiodik von Salamandriden. Oecologia (Berl.) 8: 194-208.

HUTCHISON V.H., FERRANCE M.R., 1970: Thermal tolerances of Rana pipiens acclimated to daily temperature cycles. Herpetologia 26: 1-8.

PROSSER C.L., 1973: Comparative animal physiology. Philadelphia/London/Toronto (W.B. Saunders Comp.).

STRÜBING H., 1954: Über Vorzugstemperaturen von Amphibien. Z. Morph. Ökol. Tiere 43: 357-386.

Adresse

Dr. Peter Welbers
Physiologische Ökologie
Zoologisches Institut Univ.
Weyertal 119

D-5000 Köln 41

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie

Jahr/Year: 1983

Band/Volume: 10_1983

Autor(en)/Author(s): Welbers Peter

Artikel/Article: Die Bedeutung hoher Tagestemperaturen für die Anpassung der Stoffwechselleistung an wechselnde Umgebungstemperaturen 537-542