

# Untersuchungen zur Ökologie und zur verhaltens- und stoffwechselphysiologischen Anpassung von *Talpa europaea* (Linné 1758) an das Mikroklima seines Baues

Von HELMUT KLEIN

Aus dem Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie,  
Abteilung Aschoff, Erling-Andechs/Obb. und dem Zoophysiologicalen Institut  
der Universität Tübingen

Eingang des Ms. 14. 11. 1971

## 1. Einleitung und Fragestellung

Ein wichtiger Faktor, der die Verbreitung einer Säugetierart bestimmt, ist die Umgebungstemperatur. Besonders gefährdet sind dabei kleine Tiere infolge ihrer großen relativen Körperoberfläche. In heißen oder kalten Gebieten kommen nur wenige Arten von Kleinsäugetieren vor (vgl. CLOUDSLEY-THOMPSON 1964 und IRVING 1964). In beiden Biotopen ist es charakteristisch, daß die Kleinsäugetiere mindestens die Zeiten der Extremtemperaturen in unterirdischen Bauen verbringen und so den höchsten, beziehungsweise tiefsten Temperaturen, die in ihrem Lebensraum über der Erde vorkommen, ausweichen (vgl. K. SCHMIDT-NIELSEN 1964 und IRVING 1966). Beispiele hierfür sind die besonders von K. SCHMIDT-NIELSEN (1964) untersuchten Wüstenspringmäuse der Gattung *Dipodomys* und die durch SCHOLANDER, WALTERS, HOCK und IRVING (1950 a, b u. c) und KRYLKOV (1954) untersuchten Lemminge.

Anders liegen die Verhältnisse bei Kleinsäugetieren, die fast ausschließlich unterirdisch leben. Unter diesen gehört der Maulwurf zu den Arten, die in einem Gebiet mit heißen Sommern und kalten Wintern vorkommen. Er bewohnt dauernd einen unterirdischen Bau mit seinem von der Erdoberfläche verschiedenen Klima. Es ist zu erwarten, daß sich die unterirdische Lebensweise auch in den physiologischen Eigenschaften dieser Art widerspiegelt.

Die bisherigen Arbeiten über die Ökologie von *Talpa europaea* befaßten sich vorwiegend mit der Topographie des Baues, der Pflanzendecke über demselben oder mit der Bodenfeuchte (ADAMS 1903, DAHL 1907 und EISENTRAUT 1936). Angaben über das Mikroklima im Maulwurfsbau gibt es bisher nicht.

Zur Physiologie des Stoffwechsels und des Wärmehaushalts von *Talpa* liegen einmal Angaben vor, die sich auf seinen Futterverbrauch beziehen (FLOURENS 1928, SOFFEL 1904/05, RÖRIG 1898, HAUCHECORNE 1927), GROEBBELS (1926) bestimmte den Sauerstoffverbrauch des Maulwurfs bei verschiedenen Umgebungstemperaturen. Seine Angaben wurden durch KRISZAT und FERRARI (1933) ergänzt. Die Autoren machten aber nur Einzelmessungen bei Umgebungstemperaturen zwischen 7,5 und 26°C, so daß der biologisch interessante Bereich der thermisch neutralen Zone nicht erfaßt war. Körpertemperaturen von *Talpa* wurden publiziert von GROEBBELS (1926) und von POCZOPKO und CHRZANOWSKI (1966). Die letztgenannten Autoren untersuchten auch die Abhängigkeit der Körpertemperatur von der Umgebungstemperatur; sie stellen ferner fest, daß anscheinend bei *Talpa europea* keine thermoregulatorisch bedingte Veränderung der Hautdurchblutung mit Ausnahme der Handflächen vorkommt.

Die vorhandenen Angaben über die Aktivitätsverteilung sind sehr widersprüchlich. HAUCHECORNE (1927) meint, der Maulwurf laufe während des Tages etwa alle 3 Stunden durch seine Gänge. SCHAEFFENBERG (1941) gibt nach Beobachtungen an gefangenen Tieren an, sie würden bei Tag und Nacht alle 3 bis 4 Stunden aktiv. GODET (1951) widerspricht dieser Angabe und meint, alle Maulwürfe eines Gebietes würden ihre tägliche Aktivität sehr präzise bei Sonnenaufgang beginnen. Der erste Aktivitätsschub sollte etwa 20 Minuten lang sein und ein zweiter nach 4 bis 5 Stunden folgen. GODFREY (1955) gibt eine Aktivitätsverteilung von etwa achtstündiger Folge an. Ihre Ergebnisse enthalten sowohl Hinweise auf eine 24-Stunden-Periodik als auch Anhaltspunkte dafür, daß eine solche nicht ausgebildet ist.

Angesichts dieser spärlichen und teilweise widersprüchlichen Angaben erschien es aussichtsreich zu untersuchen, unter welchen mikroklimatischen Bedingungen der Maulwurf lebt und wie die Art physiologisch an diese angepaßt ist.

## 2. Material und Methoden

### 2.1. Die Methodik der ökologischen Untersuchungen

Die ökologischen Untersuchungen wurden in 3 Gebieten in der Umgebung Tübingens durchgeführt:

**Biotop 1:** Relativ trockene Wiesen des Neckartales bei Hirschau. Der Untergrund besteht hier aus Schottern. Der Grundwasserspiegel liegt über 5 m tief (SPÖRLE 1965).

**Biotop 2:** Nasse Wiesen im Ammertal bei Unterjesingen, auf Humusboden. Der Grundwasserspiegel liegt hier max. 40 cm tief.

**Biotop 3:** Eine Waldlichtung im Schönbuch bei Wald-dorf, mit tiefgründigem Lehmboden. Die Eigenschaften des Untergrundes nehmen hier eine Mittelstellung zwischen denen von Biotop 1 und 2 ein.

Zur Untersuchung der *Größe und Zusammensetzung des Nestes* und der *Topographie des Baues* wurden 40 Gangsysteme mehr oder weniger vollständig ausgegraben.

Zur Messung der *Luftfeuchtigkeit* wurde ein Haarygrometer in einen Gang geschoben, der durch Herausheben einer Erdscholle geöffnet und mit dem entfernten Material wieder verschlossen wurde.

Die *Temperatur in den Gängen* des Maulwurfs wurde mit einem Quecksilberfernthermographen der Firma Luftt (Stuttgart) registriert. Die Meßsonde des Gerätes steckte dazu in einem Gang, der 7 cm von Erdreich bedeckt war. Eine solche Röhre wurde ausgesetzt, weil in dieser Tiefe der größte Teil der Gänge verläuft. Die Sommerwerte wurden während einer Hitzewelle zwischen 20. Juni und 8. Juli in einer kurzgemähten Wiese gemessen. Hier konnte sich die tägliche Sonneneinstrahlung und die nächtliche Auskühlung besonders stark auswirken. Dadurch liegen die registrierten Temperaturminima und Temperaturmaxima den überhaupt hier vorkommenden Extremtemperaturen sehr nahe. Aus demselben Grund wurden die Winterwerte während der Kältewelle im Januar registriert.

Die *Temperatur des leeren Nestes und des Bodens* in verschiedenen Tiefen wurde mit einem elektrischen Thermometer gemessen. Um die Meßsonde des Instruments an die gewünschte Stelle zu bringen, wurde ein Gerät verwendet, wie es in Abb. 1 dargestellt ist. Ein zunächst verschlossenes Stahlrohr von 2,5 cm lichter Weite wurde von der Erdoberfläche in eine Nestkammer getrieben. Dann wurde durch das Rohr ein Holzstab eingeführt, an dessen Vorder-

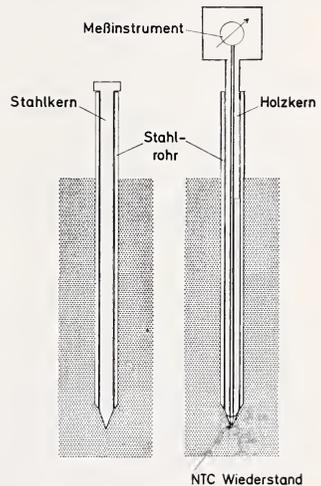


Abb. 1. Halbschematischer Längsschnitt durch die Sonde, mit deren Hilfe die Temperaturprofile des Bodens aufgenommen und die Temperatur in der „ungeöffneten“ Nestkammer gemessen wurde. Links ist das Gerät mit dem Stahlkern dargestellt, wie es in den Boden getrieben wurde. Rechts ist der Metallstab durch einen Holzstab ersetzt, an dessen Spitze sich der Meßwiderstand (NTC-Widerstand) eines elektrischen Thermometers befindet

ende sich der Meßwiderstand des Thermometers befand. Entsprechend wurde bei der Aufnahme der Temperaturprofile des Bodens verfahren.

Die *isolierende Wirkung des Nestes* relativ zu der des Tierfelles konnte ich mit zwei Methoden bestimmen: Bei Methode 1 wird das Verhältnis der Temperaturdifferenz zwischen Tierkörper und Felloberfläche zur Temperaturdifferenz zwischen Felloberfläche und umgebendem Erdreich benützt. Die Werte verhalten sich wie die Isolationswerte der Schichten. Als Körpertemperatur wurde dabei die mittlere Temperatur von 34° C eines schlafenden Maulwurfs angenommen (vgl. 4.3.3.).

Anhaltspunkte über die Höhe der Temperatur an der Felloberfläche konnte ich auf zwei Wegen bekommen:

1. Ich konnte ein Nest so rasch wie möglich ausgraben und ein Thermometer in sein Zentrum schieben. Hatte ein Tier gerade im Nest geschlafen und war durch meinen Eingriff geweckt und vertrieben worden, dann war die Temperatur im Nestinnern wesentlich höher als die des umgebenden Erdreichs. Da das Aufgraben höchstens eine Minute dauerte, war die Temperatur im Nest bis zum Zeitpunkt der Messung kaum gesunken. Die registrierten Temperaturen stellen also Mindestwerte dar, die jedoch dicht bei den Temperaturen liegen, die an der Felloberfläche eines schlafenden Maulwurfs herrschen.
2. Indirekte Messungen wurden durch folgendes Verfahren möglich: In einem Aluminiumkörper der Form und Größe eines eingerollt schlafenden Maulwurfs wurde eine elektrische Heizung und die Meßsonde eines elektrischen Thermometers eingebaut. Das Ganze wurde mit einem Maulwurfsfell überzogen und im Freiland in ein Nest eingesetzt. Ein zweites Widerstandsthermometer wurde so angebracht, daß sein Meßwiderstand an der Felloberfläche des Modells lag. Nun wurde die Nestkammer mit dem vorher entfernten Material wieder verschlossen, die Heizung eingeschaltet und mit Hilfe eines Potentiometers so geregelt, daß der Aluminiumkörper immer 34° C hatte. Das entspricht der mittleren Körpertemperatur eines schlafenden Maulwurfs. Kontrollversuche im Laboratorium ergaben, daß die Wärmeproduktion eines Maulwurfs und die Wärmeabgabe des Modells bei gleicher Umgebungstemperatur gut übereinstimmen. Mit zunehmender Durchwärmung des Nestes mußte die Heizleistung des Modells reduziert werden, bis der Wärmeabfluß aus dem Modell und die Heizleistung im Gleichgewicht standen. Nun konnte am zweiten Thermometer die Temperatur an der Felloberfläche abgelesen werden.

Die zweite Methode beruht auf dem Vergleich des Ruheumsatzes eines im Nest schlafenden Maulwurfs mit den Umsatzwerten, die nach den Untersuchungen zur Physiologie für eine Umgebungstemperatur zu erwarten wären, die der Temperatur des Erdreichs um das Nest entspricht. Es wurde folgende Annahme gemacht: Die ungefähre Höhe des Umsatzes eines im natürlichen Nest schlafenden Maulwurfs muß der elektrischen Leistungsaufnahme des Heizkörpers im Modell gleich sein, wenn das Nest durchwärmt ist. Die Leistungsaufnahme wurde während des Versuchs durch Strom- und Spannungsmessung am Modellheizkörper bestimmt.

## 2.2. Versuchstiere und Methodik der physiologischen Untersuchungen

Für die Laboratoriumsuntersuchungen wurden insgesamt 38 Maulwürfe beiderlei Geschlechts verwendet, die in der Umgebung von Tübingen gefangen worden waren. Die Tiere wurden in Blechwannen von 50×60 cm Grundfläche gehalten, in die ca. 1 cm dick Torfmull eingestreut wurde. Die Maulwürfe wurden nach Möglichkeit, und soweit nicht durch Versuche anders bestimmt, bei Lufttemperaturen gehalten, die den gleichzeitig im Freiland gemessenen Werten angeglichen waren. Als Futter bekamen die Tiere täglich etwa 30 g Rinderherz, dem zweimal im Monat etwas Mineralsalzgemisch und einige Tropfen des Multi-Vitamin-Präparates „Protovita“ der Firma Hoffmann — La Roche AG. Grenzach, zugegeben wurden. Trinkwasser stand immer zur Verfügung. Die Maulwürfe hielten sich, wenn sie eine kritische Eingewöhnungszeit von etwa 10 Tagen überstanden hatten, bis zu 15 Monaten.

Eine wichtige Grundlage für einen Teil der physiologischen sowie der ökologischen Untersuchungen, die ebenfalls Einflüsse auf die Wärmebilanz des Maulwurfs klären sollten, war die Kenntnis der *isolierenden Wirkung des Maulwurfsfelles*. Es wurden Felle von Tieren verwendet, die im Sommer in den Monaten Juli und August (18 Stück) und im Winter in den Monaten Januar und Februar gefangen wurden (8 Stück). In diesen Zeiten machen die Maulwürfe praktisch keine Fellmauser durch (HAUCHECORNE 1927, OGNEV 1928 und STEIN 1950). Felle, an denen trotzdem Mauserflecken (TOLDT 1920) zu sehen waren, wurden nicht verwendet. Für die Aufbewahrung wurden die Felle in gestrecktem, aber nicht gedehntem Zustand getrocknet. Für die Messung wurden sie in einer feuchten Kammer wieder geschmeidig gemacht und dann um einen massiven Kupferzylinder gelegt, der mit 25 mm den Durchmesser eines gestreckten Maulwurfskörpers hatte. In dem Zylinder war eine elektrische Heizung und der Meßwiderstand eines elektrischen Thermometers eingebaut. Seine Wärme-

Ökologie und verhaltens- und stoffwechselphysiologische Anpassung von *Talpa europaea* 19

kapazität samt eingebauter Heizung und Temperatursonde betrug 27 cal/Grad. Die Stirnseiten waren mit 20 mm dicken Styroporstücken gegen Wärmeabfluß isoliert.

Wenn das Fell dicht, lückenlos und ohne Überlappung auf dem Zylinder lag, wurde dieser auf 38° C geheizt, die Heizung abgeschaltet und dann die Zeit gemessen, die bei 19° C Umgebungstemperatur und geringer Luftturbulenz verging, bis seine Temperatur von 36° C auf 34° C gesunken war. Aus der Wärmekapazität des Zylinders, der Zylindermantelfläche und der Abkühlungszeit pro °C konnte dann der Wärmedurchgangswiderstand in  $\text{cal}^{-1} \cdot \text{cm}^2 \cdot \text{s} \cdot \text{Grad}$  berechnet werden.

Die Messung des Umsatzes erfolgte im offenen System mit einem abgewandelten Grundumsatzgerät der Firma Hartmann & Braun (näheres zur Methode bei REIN 1933, GÖPFERT 1960 und POHL 1961). Das Versuchstier befand sich in einer Plexiglasküvette von 33×24×12 Zentimeter Innenmaß. Bei den verwendeten Tieren wurde besonders auf einwandfreie Beschaffenheit des Felles geachtet.

Alle Versuchstiere hatten vor der Messung eine Akklimatisationszeit von mindestens zehn Tagen bei 17 bis 18° C. Das Körpergewicht des Versuchstieres wurde vor Versuchsbeginn und nach Versuchsende bestimmt und das Gewicht für die Meßzeit interpoliert.

Gemessen wurde die durch die Küvette gesaugte Luftmenge (Experimentiergaszähler Größe OO der Firma Elster & Co., Mainz) und die Senkung des O<sub>2</sub>- sowie die Erhöhung des CO<sub>2</sub>-Gehaltes der durchgesaugten Luft. Die Wasserdampfättigung der Versuchsluft betrug immer 100%. Die elektrisch gemessenen Werte für die Gaszusammensetzung wurden fortlaufend registriert, während der Gasmesser möglichst oft abgelesen wurde. Die Meßküvette war als Wackelkäfig ausgebildet. Damit wurde während des Versuchs die lokomotorische Aktivität des Tieres registriert. Zur Berechnung des Umsatzes wurde eine möglichst lange Ruhezeit des Tieres ausgesucht. Wenigstens 30, meist über 60 Minuten.

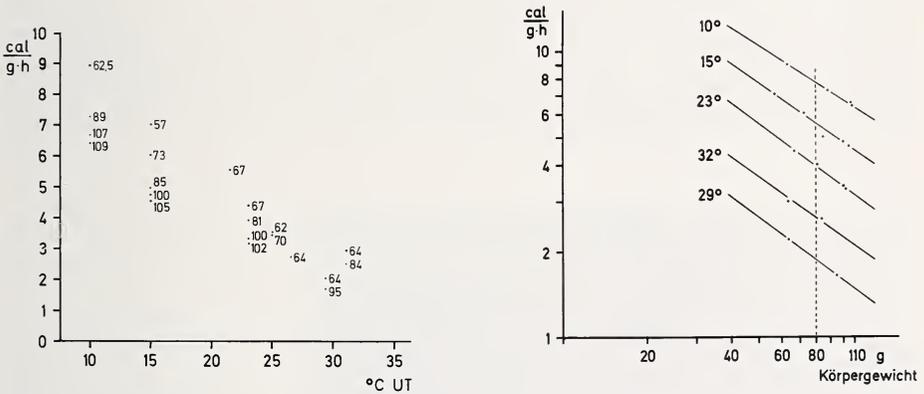


Abb. 2 (links). Der Ruheumsatz von Maulwürfen verschiedener Körpergewichte in Abhängigkeit von der Umgebungstemperatur. Die Zahlen rechts neben den Meßpunkten geben das Körpergewicht des jeweiligen Versuchstieres, zur Zeit der Messung, in Gramm an. — Abb. 3 (rechts). Abhängigkeit des Ruheumsatzes vom Körpergewicht und von der Umgebungstemperatur bei *Talpa europaea*. In dem Diagramm sind nur die Werte eingetragen, die bei den angegebenen Temperaturen gemessen wurden. Werte für Zwischenstufen der Temperatur wurden nicht dargestellt, um die Klarheit der Abbildung nicht zu stören.

Die an der Gasuhr abgelesenen, vom atmosphärischen Druck, der Umgebungstemperatur und der absoluten Luftfeuchtigkeit abhängigen Werte wurden auf Normalbedingungen reduziert. Dann wurde aus durchgeströmter Luftmenge und relativer Konzentration der O<sub>2</sub>-Verbrauch und die CO<sub>2</sub>-Abgabe berechnet. Aus dem O<sub>2</sub>-Verbrauch wurde unter Berücksichtigung des Respiratorischen Quotienten die Wärmebildung bzw. der gewichtsspezifische Umsatz in  $\text{cal} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  errechnet. Die für den Umsatz in Abhängigkeit von der Umgebungstemperatur ermittelten Werte sind in der Abb. 2 dargestellt. Auf der Abszisse ist die Umgebungstemperatur, auf der Ordinate der Umsatz aufgetragen. Aus den beigefügten Körpergewichten ist zu sehen, daß der Umsatz pro Gewichtseinheit mit zunehmendem Körpergewicht abnimmt. Dies ist für die weitere Auswertung zu beachten. Deshalb ist in Abb. 3 wieder auf der Ordinate der Ruheumsatz aufgetragen, aber auf der Abszisse das Körpergewicht. Da die Punkte für gleiche Temperaturen dabei auf Linien liegen, die einer Exponentialfunktion ent-

sprechen (KLEIBER 1941 und LEHMANN 1956), wurde ein doppelt logarithmisches System gewählt, in dem die Linien als Geraden erscheinen.

Aus der Darstellung kann man entnehmen, wie groß der Umsatz eines Maulwurfes von gegebenem Gewicht wäre (gestrichelte Linie = Beispiel für Körpergewicht 80 g), und es kann für ihn (vgl. Abbildung 12) die Abhängigkeit des Stoffwechsels von der Umgebungstemperatur eines solchen Maulwurfs gezeichnet werden.

Zur Messung der Körpertemperatur verwendete ich selbsthergestellte Thermolemente aus Kupfer- und Konstantandraht von je 0,2 mm Durchmesser. Der Meßstelle wurde eine gleiche Lötstelle entgegengesetzt, die sich in einem temperaturkonstanten Wasserbad befand. Die Differenzspannung wurde mit einem Millivolt-Kompensationsschreiber der Firma Philips (Comprecorder PR 2210 A) registriert. Die sterilisierten Meßsonden wurden den Tieren so implantiert, daß das Meßelement, das sich in der äußersten Spitze befindet, entweder zwischen Leber und Zwerchfell, zwischen den Darmschlingen oder in der Grabmuskulatur auf dem Rücken des Tieres lag. Die Ableitung wurde in einem kleinen Scheibchen, das zur Fixierung die Form eines Wäscheknopfes hatte, in der vorderen Rückenregion durch die Haut geführt (POHL 1965 a). Für die Implantation wurden die Tiere mit Evipan-Natrium narkotisiert. Als günstig erwiesen sich 0,25 mg/g Körpergewicht in 10%iger Lösung subkutan auf dem Hinterrücken injiziert. Die Zimmertemperatur wurde während der Narkose des Tieres zwischen 25 und 30° C gehalten. Unter diesen Bedingungen lagen die Tiere etwa eine Stunde in tiefer Narkose und zeigten nach 4 bis 5 Stunden wieder normales Verhalten. Nach der Operation hatten die Tiere eine Rekonvaleszenzfrist von 8 bis 10 Tagen. Nach 4 Tagen zeigten sie bei Berühren des Anschlußstückes keine Anzeichen von Schmerz mehr. Für die Messung wurden den Versuchstieren an den herausragenden Enden der Drähte 60 cm lange Anschlußdrähte von gleichfalls 0,2 mm Durchmesser angelötet, an denen sie sich im Käfig ungehindert bewegen konnten. Der Käfig war zur Aktivitätsregistrierung eingerichtet. Die einzelnen Versuche liefen jeweils 20 Stunden bis 4 Tage.

Für die Untersuchungen zum Mechanismus der Regulation bei Überhitzung wurden den Tieren zwei Thermolemente gleichzeitig implantiert. Alle Drähte wurden in einem Scheibchen durch die Haut geführt. Zur Registrierung wurde in diesem Fall für beide Spannungen ein Siemens- & Halske-Mikrovolt-Gleichspannungsverstärker (Empfindlichkeit 100  $\mu$ V) und ein Mehrkanal-Fallbügelschreiber der Firma Joens, Düsseldorf, verwendet, der einmal pro Minute den Meßwert jedes Elements registrierte.

### 3. Ökologische Untersuchungen

#### 3.1. Der Biotop

Im Raum Tübingen lebt der Maulwurf in fast allen Bodenarten und unter allen Vegetationstypen. Er fehlt lediglich in 3 Biotopen:

1. In sehr trockenen südexponierten Hängen ohne Bodenwasser, z. B. an entsprechenden Stellen des Spitzberges, des Schönbuchabhanges und der Schwäbischen Alb. Vermutlich finden hier die Tiere nicht genug Nahrung (vgl. auch MORRIS 1966) und können während der warmen Jahreszeit ihren Wasserhaushalt nicht mehr ausgleichen. Außerdem erschwert der trockene Boden die Anlage von Gängen.
2. In Arealen, in denen das Grundwasser weniger als 7 bis 10 cm unter der Erdoberfläche ansteht. Hier ist die Anlage der ca. 5 cm hohen Gänge nicht mehr möglich. Diese Verhältnisse waren an manchen Stellen des Ammertales bei Unterjesingen gegeben.
3. In Gelände, in dem felsiger Untergrund wenige Zentimeter unter der Oberfläche ansteht. Beispielsweise an vielen Stellen auf der Schwäbischen Alb.

#### 3.2. Die Topographie des Baues und das Nest

Der typische Maulwurfsbau besteht aus zwei Abschnitten, dem Jagdrevier und dem Nest mit seiner unmittelbaren Umgebung. Das Jagdrevier stellt ein unregelmäßiges Gewirr von Gängen dar. In Böden, die sehr viele Regenwürmer und Insekten enthalten, nimmt es etwa eine Fläche von 3 bis 4 Ar ein, während es sich in Böden, die

für den Maulwurf weniger Futtertiere enthalten, über 20 bis 30 Ar ausdehnen kann. Im ersten Fall kann man bei nicht zu großer Siedlungsdichte das Areal eines Einzelieres meist gut abgrenzen, weil es von breiten Zonen ohne Maulwurfshaufen umgeben ist. Im zweiten Fall überlappen sich die Jagdreviere benachbarter Tiere oft. Hier scheinen die Gangsysteme miteinander in Verbindung zu stehen und wenigstens teilweise von mehreren Tieren gemeinsam benützt zu werden, denn man kann manchmal mehrere erwachsene Maulwürfe in einem Gang fangen.

In Wiesengelände verläuft der größte Teil der Gänge am Unterrand des Wurzelhilzes der Grasnarbe, 5 bis 8 cm unter der Oberfläche. Einige Gänge ziehen weiter nach oben, so daß sie nur noch durch eine Erdschicht bedeckt sind, die kaum 1 cm dick und nach oben aufgewölbt ist. Sehr selten findet man kurze Abschnitte, die überhaupt nicht bedeckt sind. Einzelne Gänge ziehen tief in den Boden. Den am tiefsten gelegenen Gang fand ich in Biotop I, 68 cm unter der Erdoberfläche.

Die Nestkammer des Maulwurfsbaues hat ungefähr die Form einer etwas plattgedrückten Kugel. Wie tief sie unter der Erdoberfläche liegt, ist im Kapitel über die Erdbedeckung des Nestes in Abhängigkeit von der Bodentemperatur ausgeführt. Der Durchmesser der Kammer ist meist 2 bis 3 cm größer als der der Nestkugel, die sie enthält.

In trockenem Gelände liegt die Nestkammer meist innerhalb des Jagdreviers, während sie in Gegenden mit sehr feuchtem Boden oft am Rand oder abseits vom Jagdgebiet liegt. Sie wird in solchen Gebieten an einer möglichst trockenen Stelle angelegt, zum Beispiel am Rand eines Entwässerungsgrabens, in einer Böschung, einer kleinen Erhebung oder am Stamm eines Baumes (vgl. EISENTRAUT 1936) (Abb. 4). Die Nestkammer ist umgeben von Gängen, die etwa die Anordnung von unregelmäßigen horizontalen Girlanden haben. Von diesen zweigen die Röhren ab, die zum Jagdrevier führen. Einen aus der Nestkammer nach unten führenden Gang, der von ADAMS 1903 als Fluchtröhre bezeichnet wurde, konnte ich in knapp die Hälfte der 28 untersuchten Baue feststellen. Die Zahl ist nicht genau anzugeben, weil es bei schräg nach unten ziehenden Gängen nicht objektiv zu entscheiden ist, ob sie als Fluchtröhre anzusprechen sind oder nicht.

Das Nest ist eine kompakte Kugel von 15 bis 20 cm Durchmesser (Abb. 5). Als Baumaterial konnte ich beispielsweise Gras, Stroh, Weiden- oder Birkenlaub feststellen. Auffallend ist, daß jedes Nest fast ausschließlich aus einem Material besteht und daß die außen liegenden Teile am stärksten vermodert sind. Das Nestmaterial ist um so



Abb. 4. Beispiel für die Anlage der Winterburg eines Maulwurfs an einer möglichst trockenen Stelle; hier am Hang eines Entwässerungsgrabens unter einem Baum



Abb. 5. Die Nestkugel eines Maulwurfs

Diese Haufen können einen Teil der „Girlandengänge“ enthalten.

### 3.3. Das Mikroklima im Bau

Das Gangsystem des Maulwurfs hat nur wenige Öffnungen zur Erdoberfläche. Der Maulwurf verläßt außerdem seinen Bau nur sehr selten. Er lebt also praktisch im Dauerdunkel.

Die Luftfeuchtigkeit in den Gangsystemen wurde, insgesamt 64mal, zu verschiedenen Tages- und Jahreszeiten gemessen. Sämtliche Werte lagen zwischen 94 und 100% rel. Luftfeuchtigkeit.

Eine Abhängigkeit von irgendwelchen Faktoren der Witterung konnte ich nicht feststellen. Die Luft im Maulwurfsbau ist also praktisch immer mit Wasserdampf gesättigt.

Die in den 7 cm von Erde bedeckten Maulwurfsgängen vorkommenden Temperaturen sollen an Hand der Abb. 6 erläutert werden. Dargestellt sind die Maxima und die Minima des Tagesganges der Temperatur über der Erdoberfläche an 19 aufeinanderfolgenden Sommertagen (links) und an 19 aufeinanderfolgenden Wintertagen (rechts). Die beiden oberen und unteren Kurven umschließen den schraffierten Bereich oberirdisch vorkommender Temperaturen. Für dieselben Tage wurde in den beiden dazwischenliegenden Kurven, die den punktierten Bereich begrenzen, die Maxima bzw. Minima des Tagesganges der Temperatur in einem Maulwurfsgang dargestellt. Die Meßergebnisse zeigen, daß der Tagesgang der Temperatur im Lebensraum des Maulwurfs sehr ausgeglichen ist. Sie schwankt an heißen Sommertagen zwischen 10° C und 17° C, während Außentemperaturen zwischen 5,5° C und 31,2° C vorkommen. Bei den Messungen im Winter wurden im Bau Temperaturen zwischen -2° C und +1° C festgestellt, während über der Erde die tiefste Temperatur -13° C und die höchste +2,5° C betrug. Ein entsprechendes Ergebnis zeigt sich auch für die Temperaturen im Jahresverlauf. Im Bau ergibt sich eine Schwankungsbreite von Sommer-

frischer, je näher es dem Zentrum der Kugel ist. Dort findet man oft noch grüne, kaum gewelkte Pflanzenteile. Daraus ist zu schließen, daß dem Nest immer wieder neues Material von innen eingeführt wird.

Die bisher beschriebenen Verhältnisse treffen für Maulwurfsbaue in allen Biotopen zu. Steht aber in einem Gebiet Gestein oder Grundwasser dicht unter der Erdoberfläche an, dann schütten die Tiere im Winter über ihren Nestern Erdhaufen auf, die einen Durchmesser von mehr als einem Meter und eine Höhe von 50 bis 60 cm erreichen können.

maximum bis Winterminimum von ca. 20° C, während die Außentemperaturen über einen Bereich von 40° C schwanken.

### 3.4. Die Bedeutung des Nestes für den Wärmehaushalt des Maulwurfs

Die Untersuchungen zur Aktivitätsrhythmik und die durchgehende Beobachtung von 8 Maulwürfen in Gefangenschaft über je 48 Stunden zeigten, daß die Tiere etwa die Hälfte der Zeit in ihrem Nest ruhen. Damit stellt sich die Frage, in wieweit die Eigenschaften des Nestes die Wärmebilanz eines darin befindlichen Tieres beeinflussen.

#### 3.4.1. Die Erdbedeckung des Nestes in Abhängigkeit von der Bodentemperatur

Die Beobachtung, daß die Maulwürfe mancher Gebiete im Winter über ihren Nestern große Erdhaufen aufschütten, legte die Vermutung nahe, daß zwischen Bodentemperatur und Erdbedeckung des Nestes ein Zusammenhang besteht. Ich führte deshalb die folgenden Untersuchungen aus. Sie wurden für die Biotope I (Neckartal) und II (Ammertal) getrennt durchgeführt, weil die Maulwürfe des Untersuchungsgebietes im Ammertal im Winter regelmäßig über ihren Nestern die von ADAMS (1903), EISENTRAUT (1936) und anderen beschriebenen Erdhaufen aufschütten.

Die Ergebnisse sind in der Tabelle zusammengefaßt. Sie zeigen, daß die Erdschicht über den Nestern in beiden Biotopen im Winter etwa doppelt so dick ist wie im Sommer. Die im Winter registrierten Werte ergeben einen Mittelwert von 22,0 beziehungsweise 19,2 cm gegenüber Durchschnittswerten von 45,2 beziehungsweise 38,9 cm der Meßergebnisse aus den Wintermonaten.

Temperaturmessungen in den leeren Nestern erbrachten immer Werte über dem Gefrierpunkt. Dadurch wird es wahrscheinlich, daß die Nester so tief unter der Erdoberfläche angelegt werden, daß sie nie von der Frostzone erreicht werden.

Diese Vermutung konnte durch die Aufnahme von Temperaturprofilen des Bodens in dem sehr strengen und schneearmen Winter 1962/63 gestützt werden. Damals lag die Frostgrenze im Neckartal bei etwa 60 cm Tiefe. Trotzdem wurde kein Nest innerhalb des Frostbodens gefunden.

Die größere Erdbedeckung des Schlafnestes im Winter kann von den Tieren auf zweierlei Weise geschaffen werden: Wo es der Untergrund erlaubt, wird im Winter eine tiefergelegene Nestkammer angelegt. Ist der Untergrund aber so beschaffen, daß der Maulwurf sein Nest nicht tiefer legen kann, so vergrößert er deren Erdbedeckung dadurch, daß er über demselben, wie oben erwähnt, einen Erdhaufen aufschüttert. Die Anlage eines solchen Nesthaufens im Winter können die folgenden Faktoren erzwingen:

1. dicht unter der Erdoberfläche anstehendes Grundwasser, wie man es im sumpfigen Gelände findet, z. B. an manchen Stellen des Ammertales bei Unterjesingen (vgl. EISENTRAUT 1936);

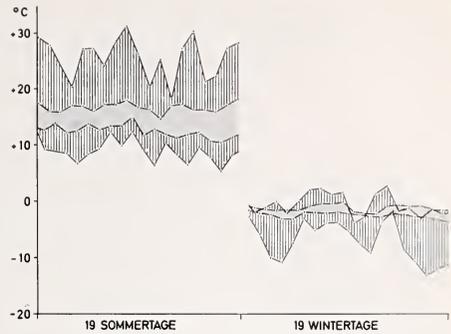


Abb. 6. Diagramm zur Erläuterung der im Maulwurfsbau und über der Erdoberfläche vorkommenden Temperaturen an 19 Sommertagen und an 19 Wintertagen. Aufgetragen sind die Tagesmaxima der Temperatur über der Erde in den oberen, den schraffierten Bereich begrenzenden Kurven und die Minima der Außentemperatur in der jeweils untersten Kurve. Die beiden dazwischenliegenden Kurven stellen die entsprechenden Werte für einen 7 cm von Erde bedeckten Gang in einer ebenen, unbeschatteten Wiese auf Lehmboden dar

|                                  |        | gemessen in Biotop I<br>(ohne Burgen)) |                      | gemessen in Biotop II<br>(Winterburgen) |                      |
|----------------------------------|--------|--|----------------------|---|----------------------|
|                                  |        | Durchschnittswert                      | Zahl der Einzelwerte | Durchschnittswert                       | Zahl der Einzelwerte |
| Temp. des leeren Nestes<br>in °C | Sommer | + 18,7                                 | 6                    | + 16,5                                  | 6                    |
|                                  | Winter | + 1,2                                  | 50                   | + 0,8                                   | 50                   |
| Nestbedeckung<br>in cm im        | Sommer | 22,0                                   | 6                    | 19,2                                    | 6                    |
|                                  | Winter | 45,2                                   | 4                    | 38,9                                    | 10                   |
| Nestdurchmesser<br>in cm im      | Sommer | 17,5                                   | 4                    | 17,0                                    | 6                    |
|                                  | Winter | 18,0                                   | 3                    | 17,2                                    | 15                   |

2. dicht unter der Erdoberfläche anstehender Fels, wie es an vielen Stellen der Schwäbischen Alb der Fall ist;
3. dicht unter der Erdoberfläche anstehender grober Schotter, wie er an manchen Stellen des Neckartales vorkommt (vgl. SPÖRLE 1965).

Der Maulwurf vergrößert also in der kalten Jahreszeit die Erdschicht über seinem Nest, so daß dieses wahrscheinlich nie von der Frostgrenze erreicht wird. Dadurch wird vermieden, daß das Tier, wenn es zur Ruhe sein Nest aufsucht, zunächst Energie verbraucht, um das im Nestmaterial enthaltene Eis aufzutauen.

### 3.4.2. Die wärmeisolierende Wirkung des Nestes

Die oben beschriebenen Temperaturverhältnisse in den Gängen, sind für den Maulwurf nur von Bedeutung, während er aktiv ist. Zur Ruhe sucht er sein Nest auf. Damit wird dessen Isolationswert wichtig für die Beurteilung der thermischen Belastung des schlafenden Tieres.

Bei den Versuchen, Nester zu finden, die noch eine hohe Innentemperatur aufwiesen, welche durch den schlafenden Maulwurf verursacht war, hatte ich fünfmal Erfolg. Ich stellte Temperaturen von 19,2, 19,7, 21,4, 22,0 und 23,1°C fest.

Da diese Temperaturen Mindestwerte darstellen, darf man für die weitere grobe Berechnung einen Mittelwert von 22°C annehmen. Bei der Bestimmung der Nesttemperatur mit Hilfe des Maulwurfmodells ergaben sich bei 5 Nestern Werte von 22,3 bis 23,6°C, wodurch der Ausgangswert 22°C bestätigt wurde. Als mittlere Bodentemperatur nahm ich 4°C an. Man erhält also ein Temperaturgefälle von Körperkern über Felloberfläche zum Erdreich von 34 über 22 auf 4°C und damit ein Verhältnis der Differenzen von 12:18 (= 1:1,5). Das heißt, der Isolationswert des Maulwurfnestes in seiner ungestörten Lage im Erdreich ist etwa 1,5mal so groß wie der des Felles.

Die Bestimmung des Isolationswertes nach der zweiten Methode ergab bei 5 Messungen, daß ein Maulwurf vom Durchschnittsgewicht 80 g in diesen Nestern einen Ruheumsatz von 4,1, 4,2, 4,5, 4,5 und 4,8 cal · (g · h)<sup>-1</sup> hat. Ein gleichschweres Tier hätte aber nach Ruheumsatzmessungen im Laboratorium bei 4°C Umgebungstemperatur einen nach den vorhandenen Ergebnissen extrapolierbaren Ruheumsatz von etwa 10 cal · (g · h)<sup>-1</sup> (vgl. 4. 3. 2.). Demnach ergibt sich auch mit dieser Methode, daß das Nest des Maulwurfs etwa ebenso gut oder etwas besser isoliert ist als sein Fell.

Bisher konnte der Isolationswert des Maulwurfnestes nur relativ zum Fell des Tieres angegeben werden. Der absolute Wärmedurchgangswiderstand des Nestes in der natürlichen Nestkammer konnte mit Hilfe der in Kapitel 4. 3. 1. angegebenen Werte für den Isolationswert des Felles errechnet werden. Er beträgt etwa 4500 bis 7000 cal<sup>-1</sup> · cm<sup>2</sup> · s · Grad.

Diese Ergebnisse zeigen, daß ein Maulwurf durch das Aufsuchen des Nestes während seiner Ruhezeit etwa 50 bis 60 % der Energie einspart, die er ohne Nest beim Schlafen aufwenden müßte.

## 4. Untersuchungen zur Physiologie

### 4.1. Die Körpertemperatur des Maulwurfs

Eine wichtige Voraussetzung für die Beurteilung der Temperaturtoleranz und für die Untersuchung der Temperaturregulation eines homiothermen Tieres ist die genaue Kenntnis seiner Körpertemperatur in ihrer zeitlichen und räumlichen Verteilung.

Ich führte deshalb zunächst orientierende Temperaturmessungen an folgenden Körperstellen durch:

1. an der Hautoberfläche im Nacken (im Gegensatz zu den anderen Meßstellen wurde hier mit einem elektrischen Sekundenthermometer gemessen, das mit einem NTC-Widerstand arbeitet);
2. in der Grabmuskulatur auf dem Rücken;
3. unter dem Sternum (zwischen Leber und Zwerchfell);
4. im braunen Fettgewebe über der Grabmuskulatur;
5. zwischen den Darmschlingen und
6. im Rektum.

Es ergab sich, daß im Maulwurfkörper Temperaturunterschiede auftreten, die vom Ort der Messung und vom Aktivitätszustand des Tieres abhängen. Innerhalb des Eingeweidebereichs (unter dem Sternum, zwischen den Darmschlingen und im Rektum) verhalten sich die Temperaturen bezüglich ihrer aktivitätsabhängigen Schwankungen an allen Meßstellen gleichsinnig. Die geringste Fluktuation zeigt die Temperatur unter dem Sternum. Sie wurde deshalb als repräsentativ für die „Eingeweidetemperatur“ insgesamt angesehen und für die weiteren Untersuchungen in diesem Sinne verwendet.

Die Temperaturen im Nacken, im braunen Fettgewebe und in der Grabmuskulatur verhalten sich anders als die Eingeweidetemperatur, aber unter sich wiederum gleichsinnig. Hier war die jeweilige Tendenz am deutlichsten in der Grabmuskulatur ausgeprägt. Deren Temperatur wurde deshalb als primär regulierte „Muskeltemperatur“ angesehen.

Als Beispiele sind in Abb. 7 Ausschnitte aus den Originalkurven dargestellt, die bei 12,5 und 17,5° C Umgebungstemperatur aufgezeichnet wurden.

In Abb. 8 sind die Ein-

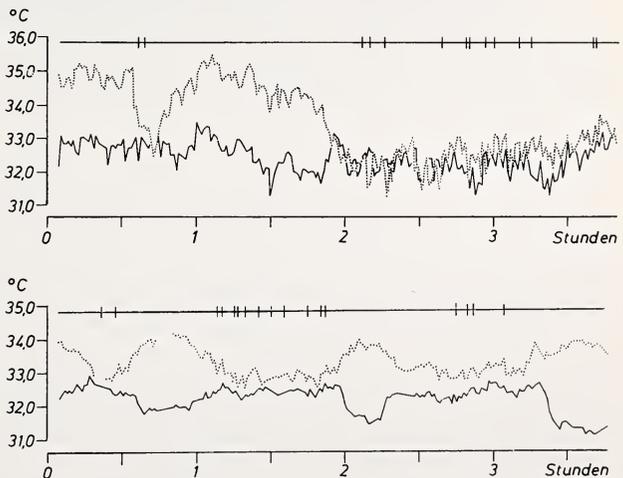


Abb. 7. Zwei Ausschnitte aus Originalkurven der registrierten Temperaturen im Eingeweideraum (punktiert) und in der Lokomotionsmuskulatur (durchgezogen) in Abhängigkeit von der Aktivität. Das obere Beispiel ist bei 17,5° C Umgebungstemperatur aufgenommen, das untere bei 12,5° C

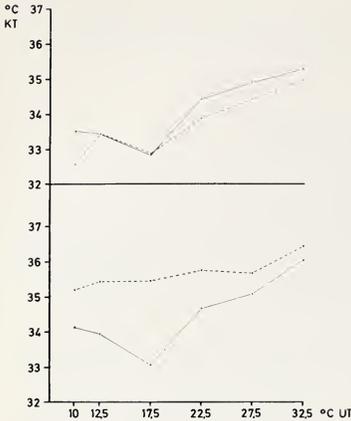


Abb. 8. Die Temperatur in der Grabmuskulatur des Maulwurfs (oberes Diagramm) und unter dem Sternum (unteres Diagramm) beim ruhenden (unterbrochene Linien) und aktiven Tier (durchgezogene Linien), in Abhängigkeit von der Umgebungstemperatur. (Jeweils Mittelwerte aus 3 bis 7 Messungen an mindestens 2 Tieren)

geweide- und Muskeltemperaturen in Abhängigkeit von der Umgebungstemperatur (10,0 bis 32,5° C) und dem Aktivitätszustand dargestellt.

Alle Temperaturen liegen zwischen 32,8 und 36,4° C. Auffällig ist, daß die Eingeweidetemperatur des aktiven Tieres stets niedriger ist als die des ruhenden Tieres. Der Unterschied ist bei 17,5° C Umgebungstemperatur am größten. Er beträgt hier 2,4° C. Die einzelnen Temperaturstufen werden dabei, besonders bei den tieferen Umgebungstemperaturen, sehr genau eingehalten.

#### 4.2. Die Temperaturtoleranz des Maulwurfs

Die im ökologischen Teil der Arbeit beschriebenen, ausgeglichenen Temperaturen im Lebensraum des Maulwurfs legten die Frage nahe, ob im Zusammenhang damit die Toleranz des Maulwurfs gegen extreme Umgebungstemperatur besonders gering ist.

Ich konnte bei den Versuchen zur Regulation der Körpertemperatur feststellen, daß Maulwürfe, denen bei 12° C kein Nest zur Verfügung steht, sehr lange Aktivitätsschübe haben und während derselben sehr aktiv sind (Aktogramm 1 in Abb. 9).

Schlafen sie schließlich doch, so kommt es rasch zu

einer Unterkühlung der Muskulatur (Abb. 8). Ich konnte auch mehrfach feststellen, daß gesunde Tiere, die Futter und Wasser zur Verfügung hatten, schon nach 15- bis 20stündigem Aufenthalt bei 10° C eingingen.

Die untere Lethaltemperatur für den Maulwurf liegt also bei etwa 10° C.

Maulwürfe, die in einem Raum gehalten wurden, in dem die Temperatur täglich für einige Stunden über 25° C stieg, starben meist innerhalb von 10 bis 14 Tagen. Sie nahmen während dieser Zeit wenig Futter an und magerten stark ab. Hitzebelastungsversuche zeigten, daß die Tiere sich bei Umgebungstemperaturen um 28° C praktisch nicht mehr fortbewegen (unteres Aktogramm in Abb. 9).

#### 4.3. Die Regulation der Körpertemperatur

##### 4.3.1. Der Isolationswert des Maulwurfsfelles

Bei den meisten felltragenden Säugetieren ist die Haarstellung und damit die isolierende Wirkung des Felles ein wichtiges Stellglied bei der Regelung der Körpertemperatur. Diese Größe ist beim Maulwurf nicht veränderlich, da er die Stellung seiner Haare, mit Ausnahme von denjenigen, die unmittelbar um die Augen stehen, nicht verändern kann. Seine Haare besitzen nämlich keine funktionsfähigen Muskuli depressores pilorum, sind in ihrem basalen Teil sehr weich und stehen sehr dicht (nach WALDEYER 1884, 400/mm<sup>2</sup> und nach HAUCHECORNE 1927, 120–200/mm<sup>2</sup>). Nach POZOPKO und CHRZANOWSKI (1966) findet auch in den vom Haarkleid bedeckten Teilen der Haut keine Änderung der Durchblutung zum Zwecke der Vergrößerung oder Verkleinerung des Wärmefflusses an die Umgebung statt. Das Fell des Maulwurfs ist also bei der Regelung der Körpertemperatur kein variables Stellglied.

Bei den Messungen des Wärmedurchgangswiderstandes ergab sich für die Sommer-

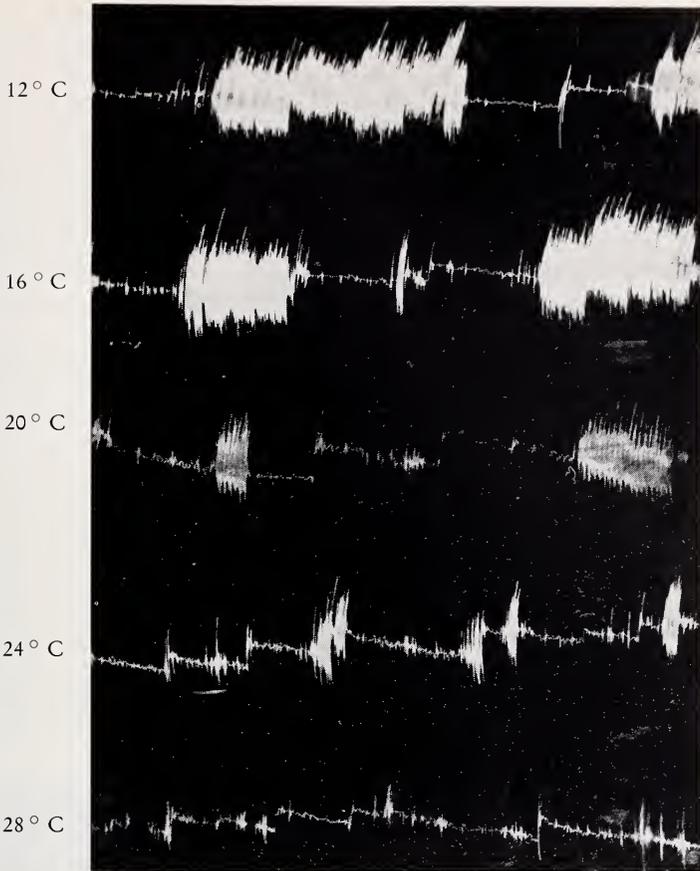


Abb. 9. Abhängigkeit der Aktivität eines Maulwurfs von der Umgebungstemperatur, wenn ihm kein Nest zur Verfügung steht. Es handelt sich um Autogramme eines Tieres über jeweils 40 Stunden bei 12, 16, 20, 24 und 28°C Umgebungstemperatur

felle eine Streuung der 18 Werte von  $3700$  bis  $4965 \text{ cal}^{-1} \cdot \text{cm}^2 \cdot \text{s} \cdot \text{Grad}$ . Der Mittelwert ist  $4480 \text{ cal}^{-1} \cdot \text{cm}^2 \cdot \text{s} \cdot \text{Grad}$ .

Die Werte für die Winterfelle streuten von  $4075$  bis  $5065 \text{ cal}^{-1} \cdot \text{cm}^2 \cdot \text{s} \cdot \text{Grad}$ , bei einem Mittelwert von  $4521 \text{ cal}^{-1} \cdot \text{cm}^2 \cdot \text{s} \cdot \text{Grad}$ . Der Wärmedurchgangswiderstand des Maulwurffelles beträgt also im Mittel aus Sommer- und Winterfellen etwa  $4500 \text{ cal}^{-1} \cdot \text{cm}^2 \cdot \text{s} \cdot \text{Grad}$ . Für Sommerfelle und Winterfelle war kein Unterschied nachweisbar.

#### 4.3.2. Reaktionen gegen Unterkühlung

Die bei homoiothermen Tieren bekannten Reaktionen gegen Unterkühlung lassen sich in zwei Gruppen einteilen, nämlich Maßnahmen, welche den Abfluß der im Körper gebildeten Wärme an die Umgebung verringern und Maßnahmen, die durch Wärmebildung einen erlittenen Wärmeverlust ausgleichen.

Beim Maulwurf konnte ich zwei Verhaltensweisen beobachten, die bei Kältebelastung den Abfluß der im Körper gebildeten Wärme verringern: 1. Maulwürfe schlafen um so enger eingerollt, je kälter es ist. Bei  $30^\circ \text{C}$  Umgebungstemperatur liegen sie flach ausgestreckt. Die Extremitäten sind abgespreizt und liegen auf dem Untergrund

(Abb. 10a). Bei 25° C (Abb. 10b) rollen sich die Tiere auf der Seite liegend etwas ein. Die Extremitäten und der Schwanz sind aber noch ausgestreckt. Bei Temperaturen um 20° C (Abb. 10c) werden die Extremitäten bereits eng an den Körper gezogen. Der Schwanz wird unter den Bauch geschlagen. Die Grabschaufeln sind aber oft noch sichtbar. Bei 10° C schlafende Maulwürfe (Abb. 10d) rollen sich so stark ein, daß die Hinterpfoten, der Schwanz und die Schnauzenspitze zwischen den Grabschaufeln und dem Bauch des Tieres liegen. In dieser Stellung ragt auch von den Vorderextremitäten nichts mehr aus dem Fell, und das Tier liegt nur noch mit dem dichten Fell des Hinterkopfes, der Schulter und der Kreuzregion auf der kalten Unterlage. Diese Körperhaltung hat für das Tier auch den Vorteil, daß die eingeatmete Luft von Teilen der thermischen Körperschale vorgewärmt wird, wodurch dem thermischen Körperkern weniger Wärme entzogen wird.

2. Die Tiere bauen nach Möglichkeit ein Nest: Hält man Maulwürfe bei Umgebungstemperaturen über 20° C und stellt ihnen Nestmaterial in Form von Papierschnitzeln oder Laub zur Verfügung, so bleibt dieses meist unbeachtet. Wird die Temperatur aber unter 16 bis 18° C gesenkt, tragen sie meist das angebotene Material zusammen, um darin zu ruhen. Stellt man ihnen dann beispielsweise einen Holzkasten zur Verfügung, der ungefähr die Innenmaße einer natürlichen Nestkammer hat, so wird dieser mit dem Material ausgefüllt und zum Schlafen aufgesucht.

Ich konnte beim Maulwurf auch zwei Maßnahmen feststellen, die einen erhöhten Wärmeverlust bei Kälte durch vermehrte Wärmebildung ausgleichen: 1. Der Maulwurf steigert mit abnehmender Umgebungstemperatur seinen Ruhestoffwechsel. Die Ergebnisse der Umsatzmessungen sind in Abb. 11 dargestellt. In der rechten Abszissenskala kann die Ruheumsatzsteigerung eines Maulwurfs in Prozenten des Grundumsatzwertes abgelesen werden. Die linke Abszissenskala gibt die absoluten Ruheumsatzwerte eines Maulwurfs von 80 g an. Man kann entnehmen, daß der Maulwurf bei



Abb. 10. Die Schlafstellungen des Maulwurfs bei verschiedenen Umgebungstemperaturen: a. bei 30° C, b. bei 25° C, c. bei 20° C und d. bei 10° C

29° C seine Zone kleinsten Umsatzes hat; ein Tier von 80 g hat hier einen Energieverbrauch von etwa 2 cal/g · h. Dieser Bereich wird als thermischer Neutralzone bezeichnet. Sie ist sehr schmal. Das zeigt, daß die physikalischen Mechanismen des Maulwurfs zur Regelung der Körpertemperatur nicht sehr wirkungsvoll sind. Steigt die Umgebungstemperatur auf 32° C, so erhöht sich auch der Stoffwechsel. Der Anstieg ist aber flacher als bei anderen untersuchten Kleinsäugetern (vgl. HENSEL 1955). Sinkt die Umgebungstemperatur auf 10° C, so steigt der Stoffwechsel auf das 4fache des Minimalwertes.

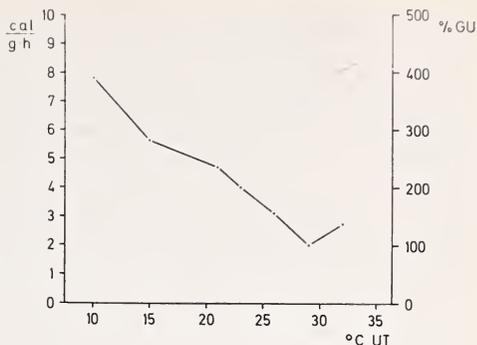


Abb. 11. Der Ruheumsatz von *Talpa europaea* (80 g Körpergewicht) in Abhängigkeit von der Umgebungstemperatur — Links: Abszisse: Angaben in cal/g · h — Rechts: Abszisse: Angaben % des Grundumsatzes

Setzt man die geschilderten Ergebnisse in Beziehung zu den Werten, die für die Umgebungstemperatur des im natürlichen Nest ruhenden Maulwurfs gefunden wurden, so stellt man fest, daß dessen Stoffwechsel bei seiner dabei vorhandenen Wärmeisolation etwa 2- bis 2,5mal so hoch ist wie sein Grundumsatz. Andererseits beträgt der Energieumsatz aber nur 40 bis 50 % des Wertes, der zu erwarten wäre, wenn das Tier ohne Nest schlafen würde.

2. Die Intensität und Menge der Aktivität des Maulwurfs nimmt mit fallender Umgebungstemperatur zu. Die Abb. 9 zeigt als Beispiel Ausschnitte von jeweils 40 Stunden aus Aktogrammen eines Versuchstieres bei 12, 16, 20, 24 und 28° C Umgebungstemperatur. Man sieht, wie sowohl die Schublänge als auch die Intensität der Aktivität von 28 nach 12° Umgebungstemperatur zunimmt.

Es ist allerdings nicht sicher zu entscheiden, ob dieses Verhalten eine primär thermoregulatorische Reaktion ist oder ob sie anders ausgelöst wird.

#### 4.3.3. Reaktionen gegen Überhitzung

Da die Temperaturen in den Gängen des Maulwurfs nur wenig schwanken, muß das aktive Tier bei der Regelung seiner Körpertemperatur kaum Änderungen der Umgebungstemperatur ausgleichen. Das gilt besonders hinsichtlich einer drohenden Überhitzung, denn die höchsten vorkommenden Temperaturen liegen 8 bis 10° C unter der Temperatur minimaler Wärmeproduktion des Maulwurfs. Hyperthermie kann also dem Maulwurf nur drohen, wenn er aktiv ist und dabei seine Muskulatur mehr Wärme produziert als für die Aufrechterhaltung seiner Körpertemperatur notwendig ist. Deshalb ist es zweckmäßig, wenn bei ihm die Auslösung der Maßnahmen zum Schutz gegen Überhitzung stark an den Aktivitätszustand gekoppelt sind.

Außerdem haben die meisten Homoiothermen Mechanismen zur Verhütung von Hyperthermie, die für den Maulwurf in seinem natürlichen Lebensraum nur einen geringen Wirkungsgrad hätten, da sie auf einer Erhöhung der Wärmeabgabe an die Umgebung beruhen. Die Wirkung einer Schweißsekretion wäre bei der hohen Luftfeuchtigkeit im Bau und der starken Fellbedeckung des Tieres sehr gering. LEYDIG (1859) konnte in der Haut des Maulwurfs keine Schweißdrüsen finden. Der Effekt einer Verdunstungskühlung über die Atemwege wird ebenfalls durch die hohe Luftfeuchtigkeit vermindert. Den Isolationswert des Felles kann der Maulwurf, wie erwähnt, nicht verringern. Es fehlen ihm auch geeignete Körperanhänge, die einmal einer Vergrößerung seiner relativen Oberfläche während der Aktivität dienen könn-

ten, und an denen gleichzeitig durch Fächerbewegungen die ruhende Grenzluftschicht verringert werden könnte.

Denkbar wäre eine Vergrößerung der Wärmeabfuhr durch „trockene Wärmeabgabe“ bei Polypnoe. Ich konnte aber bei *Talpa* durch Hitzebelastung keine deutliche Steigerung der Atemfrequenz auslösen. Weiterhin wäre an die Erhöhung der Oberflächentemperatur an den Innenflächen der Extremitäten zu denken. Handrücken und Fußoberseite liegen meist dem Fell an und scheiden deshalb für Wärmeabgabe weitgehend aus. Temperaturmessungen an der Oberfläche der Grabschaufeln wurden von POZOPKO und CHRZANOWSKI (1966) durchgeführt. Sie stellten eine Durchblutungssteigerung in der Handfläche bei zunehmender Umgebungstemperatur fest. Als Hinweis auf eine derartige Reaktion kann auch die Tatsache gewertet werden, daß die ruhenden Tiere bei den von mir durchgeführten Hitzebelastungsversuchen oft die Handflächen an die Wand des Trinkgefäßes legten, wie es Abb. 13 zeigt. Die Temperatur der Gefäßwand war bei hoher Raumtemperatur und mittlerer Luftfeuchtigkeit etwa 2° C niedriger als die der Umgebung.

Diese Maßnahme kann aber wohl nicht ausreichen, um die große Wärmemenge abzuführen, die in der Muskulatur eines grabenden Maulwurfs entsteht. Es ist deshalb für den Maulwurf notwendig, einen Mechanismus zum Überhitzungsschutz zu haben, dessen Funktion im Gegensatz zu allen bekannten von den Eigenschaften der Umgebung unabhängig ist. Er besteht darin, daß im Organismus des aktiven Tieres die Wärmeproduktion der Eingeweideorgane gedrosselt wird. Dies äußert sich in dem geschilderten Absinken der Eingeweidetemperatur, sobald das Tier aktiv wird. Dieses Absinken ist um so geringfügiger, je weniger eine Überhitzungsgefahr besteht, je tiefer also die Umgebungstemperatur ist. Die Differenz zwischen der Eingeweidetemperatur des ruhenden und der des aktiven Tieres steigt entsprechend von 1,1° C bei 10° C Umgebungstemperatur auf 2,4° C bei 17,5° C Umgebungstemperatur (Abb. 8). Entsprechend ist in diesem Bereich auch die Temperatur des aktiven Muskels gut geregelt. Das heißt, sie liegt kaum über der des ruhenden und zeigt nur eine geringe Abhängigkeit von der Umgebungstemperatur. Bei den höheren Umgebungstemperaturen dagegen ist der aktive Muskel wärmer als der ruhende. Der Stellbereich des Reglers ist hier überschritten, und es kommt zu einer Überhitzung, obwohl die Intensität der Bewegung bei diesen Temperaturen wesentlich geringer ist als bei Kälte. Die Temperatur in den Eingeweiden sinkt mit zunehmender Umgebungstemperatur immer weniger ab, weil ein Minimum an Wärmeproduktion nicht überschritten werden und die Wärme schlecht abgeführt werden kann.

Der Maulwurf schützt sich also gegen Überhitzung wahrscheinlich zu einem geringen Teil durch Abführung der Wärme über die Innenflächen der Grabschaufeln. Der Hauptmechanismus zum Überhitzungsschutz beruht aber auf der Drosselung des Eingeweidestoffwechsels bei Aktivität. Die Schutzreaktion wird nicht durch hohe Umgebungstemperaturen ausgelöst. Sie tritt auf, wenn das Tier aktiv wird. Dies ist die einzige Situation, in der der Maulwurf unter natürlichen Bedingungen in die Gefahr einer Hyperthermie geraten kann. Die Reaktion funktioniert unabhängig von der Feuchtigkeit der umgebenden Luft und erfordert keine für verstärkte Wärmeabgabe geeigneten Areale der Körperoberfläche. Sie trägt damit der hohen Luftfeuchtigkeit im Maulwurfsbau sowie der Körperform des Maulwurfs Rechnung.

## 5. Diskussion

Die Ergebnisse der Untersuchungen zur Ökologie geben Anlaß, die Benennung von Teilen des Maulwurfsbaues, die in der Literatur gebräuchlich sind, zu diskutieren:

1. Der erwähnte Gang, der aus der Nestkammer nach unten führt: Dieser Gang wurde von CADET DE VAUX (1803), GEOFFROY ST. HILAIRE (1829) und anderen als

Brunnen beschrieben. Diese Bezeichnung, die sich bis in Schulbücher unserer Zeit erhalten hat, wurde von ADAMS (1903) als sinnlos erkannt. Er führt dafür die Bezeichnung „Fluchtröhre“ ein, ohne aber nachzuweisen, daß dieser Gang wirklich etwas mit dem Fluchtverhalten des Maulwurfs zu tun hat. Damit ist auch diese Bezeichnung ungerechtfertigt. Bei meinen Untersuchungen fand ich, daß aus allen Richtungen Gänge in die Nestkammer münden, und es ist nicht ersichtlich, wieso besonders steil von unten kommende Röhren funktionell von den anderen unterschieden sein sollen. Der Maulwurf wird außerdem in seinem Nest sicherlich sehr selten angegriffen, und wenn das geschieht, kann er durch einen horizontalen Gang ebenso rasch fliehen wie durch einen vertikalen. Man sollte also die aus dem Nest nach unten führenden Gänge nicht durch eine gesonderte Benennung von den übrigen unterscheiden.

2. Die besprochenen Erdhaufen, die die Maulwürfe in manchen Biotopen im Winter über ihren Nestern aufhäufen: Sie wurden von EISENTRAUT (1936) als „Sumpfburgen“ beschrieben. EISENTRAUT schreibt, daß man die Sumpfburgen vornehmlich im Winter und im zeitigen Frühjahr findet. Von 10 Burgen, die ich im Februar 1966 einebnete, wurden 9 innerhalb von 48 Stunden wiederhergestellt. Dagegen werden die Burgen, die Ende März von den Bauern bei der Pflege der Wiesen eingebnet werden, nie erneuert. Schließlich werden Burgen, wie erwähnt, auch in trockenem Gelände angelegt, wenn steiniger oder felsiger Untergrund dicht unter der Oberfläche ansteht. Ich glaube, diese Tatsache und die oben vorgelegten Ergebnisse über den Zusammenhang zwischen Erdbedeckung des Nestes und Bodenfrost zeigen, daß die Burgen des Maulwurfs in erster Linie Maßnahmen zum Schutz des Nestes gegen Frost sind. Damit geht die Bezeichnung „Sumpfburg“ am Wesentlichen vorbei, und ich schlage die Bezeichnung „Winterburg“ vor.

Im Zusammenhang mit der geringen Hitzetoleranz des aktiven Maulwurfs kann zum Teil das Fehlen der Art in trockenen Südhängen stehen. Dort kommen im Sommer wahrscheinlich noch in 10 cm Tiefe Temperaturen von 25° C und mehr vor. Aber auch die im Kapitel 3.1. genannten Gründe spielen sicherlich eine Rolle. So schreibt auch MORRIS (1966), die Maulwürfe kämen bei trockenem, heißem Wetter häufiger an die Erdoberfläche, weil sie nicht mehr graben könnten und damit zu wenig Futter fänden. Diese Feststellung wird bestätigt durch die Ergebnisse der Untersuchungen von SOUTHERN (1954), der fand, daß die relative Häufigkeit von Maulwurfsresten in den Gewöllen von *Strix aluco* im Juli und August am größten ist.

Die wichtigsten Gründe für das Fehlen von *Talpa europaea* in Gegenden des Untersuchungsgebietes mit genügend mächtiger, grundwasserfreier Bodenschicht dürften also zeitweilig zu trockener und damit zu harter und zu nahrungsarmer Boden, sowie das Vorkommen von hohen Bodentemperaturen sein.

Mit dem Energiehaushalt eines Tieres steht auch der Isolationswert seines Felles im Zusammenhang. Bei der Bestimmung dieser Größen ist es wichtig, daß die Felle nicht wie bei SCHOLANDER et al. (1950) zur Messung eben ausgespannt werden, sondern daß sie dabei annähernd dieselbe räumliche Anordnung haben wie am Tier. Der Isolationswert eines Felles hängt ja unter anderem von dessen Anzahl Haare pro Flächeneinheit des durchströmten Körpers ab. Diese Anzahl ist an der Hautoberfläche bei beiden Anordnungen gleich. Sie ist aber bei Wölbung um eine Achse umgekehrt proportional dem Abstand vom Krümmungszentrum. Da der Maulwurf eine Körperform hat, die wohl am besten als zigarrenförmig beschrieben wird, macht man keinen großen Fehler, wenn man für Modellbetrachtungen derselben von einer Zylinderform ausgeht. Dieser Zylinder hatte etwa 25 mm Durchmesser und ist mit dem 10 mm dicken Fell umgeben. Bei natürlicher Anordnung ist demnach die wirksame Haardichte etwa 40% geringer als bei ebener.

In die enthaltenen Werte für die Wärmeübergangszahl bzw. den Isolationswert (1/Wärmeübergangszahl) geht weiter die Größe der Felloberfläche als Wärmeüber-

gangsfläche ein. Sie ist bei natürlicher Anordnung größer als bei ebener. Außerdem bestimmt die Oberflächenkrümmung weitgehend die Dicke der ruhenden Grenzluftschicht eines Körpers so, daß diese um so dünner ist, je größer der Krümmungsradius ist (BÜTTNER 1938, HARDY 1949). Alle aufgezählten Faktoren beeinflussen die Ergebnisse bei Messungen am ebenen, ausgebreiteten Fell in der Weise, daß die gefundenen Werte zu hoch werden. Bei der Bestimmung des absoluten Wärmedurchgangswiderstandes von Kleinsäugerfellen muß also die Krümmung der Körperoberfläche der Art möglichst genau nachgeahmt werden, wenn aus den Meßergebnissen Schlüsse auf die biologische Bedeutung des Felles für den natürlichen Träger gezogen werden sollen.

Daß bei der Messung des Isolationswertes für Winter- und Sommerfelle des Maulwurfs kein Unterschied gefunden wurde, überrascht nicht, denn dieser Unterschied ist nach PROSSER u. BROWN (1961) um so geringer, je kleiner eine Tierart ist. Diese Regel gilt allerdings nur für Tiere, die kleiner sind als der Eisfuchs (SCHOLANDER et al. 1950). PROSSER u. BROWN (1961) und SCHÖPFER (1927) geben für einige Arten das Verhältnis von Sommerisolation zu Winterisolation an. Danach beträgt dieses Verhältnis für Säugetiere, die mindestens die Größe des Feldhasen haben, 1:1,5 bis 1:1,7, während SCHÖPFER (1927) für Felle des Eichhörnchens nur 1:1,2 findet. Beim Maulwurf ist also ein noch geringerer Unterschied zu erwarten. Die Kleinsäuger befinden sich wahrscheinlich durch ihre große relative Oberfläche bereits unter Sommerbedingungen in einer Situation, in der es ausschließlich vom Energiehaushalt betrachtet, günstiger wäre, wenn sie stärker isoliert wären. Ein dickeres Haarkleid würde aber die kleinen Tiere in ihrer notwendigen Beweglichkeit stärker behindern und auch die Funktion der Sinnesorgane behindern (vgl. auch IRVING 1966). Es muß hier also ein Kompromiß in sehr engen Grenzen gemacht werden.

Das Körpergewicht erwachsener Individuen einer Tierart streut bis etwa 50% um den Mittelwert (Daten bei WALKER 1964). Damit können, infolge der Abhängigkeit des Grundsatzes von der Körpergröße, Fehler gemacht werden, falls man den Stoffwechsel eines Individuums vom Durchschnittsgewicht der Art als richtig ansieht. Nimmt man für diese Abhängigkeit einen Exponenten von 0,8 an (KLEIBER 1967), so kann dieser Fehler bei Berechnung pro Tier und Zeit bis zu 40%, bei Berechnung pro Körpergewichtseinheit bis zu 20% des „richtigen“ Wertes ausmachen.

Bei der Bestimmung der Abhängigkeit des Ruheumsatzes einer Tierart von der Umgebungstemperatur sollte deshalb der hier im Kapitel 2.2. beschriebene Weg immer dann eingehalten werden, wenn es nicht möglich ist, sämtliche für eine Kurve benötigten Werte von gleich schweren Tieren zu gewinnen, oder für jeden Kurvenpunkt Mittelwerte aus zahlreichen Einzelmessungen an Tieren aller vorkommenden Körpergewichte zu verwenden. Ferner sollte für jede Kurve das Körpergewicht des Tieres angegeben werden, für das sie gilt.

Die Lage der thermischen Neutralzone des Maulwurfs bei 29° C Umgebungstemperatur stimmt gut mit den Werten überein, die für andere Kleinsäugetiere gefunden wurden (vgl. HENSEL 1955, S. 350).

Bemerkenswert erscheint im Zusammenhang mit den gemessenen Ruheumsatzwerten, daß der in seinem natürlichen Nest ruhende Maulwurf einen Energieumsatz hat, der größer ist als der Grundumsatz. Dies scheint auch für Kurzschwanzmäuse zu gelten, denn die zur Ruhe bevorzugte Umgebungstemperatur (Wahltemperatur) von 5 Arten liegt zwischen 24, 22 und 27, 22° C (MAURUS 1958) und damit entgegen den Annahmen des Autors sicher unter der Neutraltemperatur. Die Wahltemperaturen der weniger an eine unterirdische Lebensweise angepaßten Langschwanzmäuse (*Apodemus* und *Mus*) dagegen liegen zwischen 26,3 und 30,9° C. Dies legt die Vermutung nahe, daß hier ein Unterschied der Ökotypen vorliegt.

Im Zusammenhang mit der geringen Hitzetoleranz des Maulwurfs steht vermut-

lich der schlechte Erfolg der meistens Autoren bei der Haltung der Tiere, da sie wohl meistens in Räumen mit 20–22° C gehalten werden, was für Maulwürfe bereits eine Belastung darstellt (vgl. Kap. 4.3.3.).

Der beschriebene Mechanismus zum Überhitzungsschutz unterscheidet sich wesentlich von den bisher bekannten. Hier befindet sich das wichtigste Stellglied des Regelkreises nicht an der Körperoberfläche, sondern die Eingeweideorgane übernehmen diese Funktion.

Eine Drosselung des Stoffwechsels in Leber, Nieren, Milz, Darm usw. kann einen wirksamen Ausgleich für zusätzliche, in der Muskulatur gebildete Wärme darstellen, da in diesen Organen normalerweise viel Wärme gebildet wird (vgl. SCHNEIDER 1965, ASCHOFF 1958, DAWKINS u. HULL 1965 und JANSKY 1965). Aus den Angaben von JANSKY (1965) kann man errechnen, daß ein Tier vom Körpergewicht des Maulwurfs (80 g) bei maximalem Stoffwechsel etwa 30 bis 35 % der gesamten Wärme in der Leber, den Nieren und der Milz bildet. Da der Gesamtumsatz mindestens 2000 cal/h beträgt, erzeugen die Eingeweideorgane etwa 700 cal/h.

Für die weitere Erörterung ist wichtig, daß JANSKY (1965) bei seinen Untersuchungen als Ausnahme feststellte, daß der Anteil von Leber, Nieren und Milz an der maximalen Wärmebildung des Goldhamsters (78 g Körpergewicht) zusammen nur 6,9 % beträgt. *Mesocricetus auratus* ist unter den von JANSKY untersuchten Tierarten am meisten unter der Erde aktiv. Es scheint also, daß die für den Maulwurf beschriebenen Verhältnisse auch für den Goldhamster zutreffen. Man kann nun eine weitere Überschlagsrechnung mit dem nötigen Vorbehalt annehmen, daß beim gleichschweren Maulwurf der Anteil der Wärmeerzeugung in den genannten Organen bis auf etwa 7 % vermindert werden kann. Dann beträgt die absolute Wärmebildung in diesen Organen 140 cal/h und es ergibt sich eine Differenz von 560 cal/h zu dem Wert, der ohne Drosselung zu erwarten wäre. Der Maulwurf könnte also mit dem geschilderten Mechanismus unter den zugrundegelegten Verhältnissen einen zusätzlichen Wärmeanfall von 560 cal/h kompensieren.

Weiter ist ein Absinken der Substernaltemperatur um 2–3° C bei Aktivitätsbeginn, von TWENTE und TWENTE (1965) für *Citellus lateralis* beschrieben worden. Die Autoren führen dies darauf zurück, daß die aktiven Tiere auskühlen, weil sie mit dem Bauch die kalte Unterlage berühren. Die Beobachtung eines Ziesels lehrt aber, daß dieses bei der Fortbewegung den Boden mit der Unterseite des Körpers nicht berührt. Selbst wenn dies der Fall wäre, könnte es dadurch kaum zu einer Auskühlung der Organe im Brustraum um 2–3° C kommen. Nach SCHMIDT-NIELSEN (1964) sinkt die Rektaltemperatur bei *Dipodomys merriami*, sobald die Tiere aktiv werden. Seine Beobachtung wurde bei Umgebungstemperaturen von 22 bis 33,5° C gemacht.

Beide Arten bauen ausgedehnte unterirdische Baue, in denen die Luft praktisch mit Wasserdampf gesättigt ist. Außerdem fand MACKAY (1964), daß die Kerntemperatur von *Tursiops truncatus* um 1,1° C absinkt, sobald die Tiere aktiv werden.

Alle 4 Tierarten, für die ein solches Verhalten der Körpertemperatur beschrieben ist, ist gemeinsam, daß sie natürlicherweise in einer Umwelt leben, in der keine Temperaturen vorkommen, die Mechanismen erfordert, um die Körpertemperatur des ruhenden Tieres bei hoher Umgebungstemperatur niedrig zu halten. Weiterhin gilt für die 3 grabenden Säugetiere, daß sie zeitweise bei starker körperlicher Arbeit Klimaten ausgesetzt sind, die eine Abführung der in den Muskeln entstehenden Wärme schwierig macht, während die Delphine von einer dicken Lage Haut, Unterhautgewebe und Speck umgeben sind und anscheinend keine besonderen Oberflächenareale zur Wärmeabgabe haben. Andererseits entwickeln aber auch sie zeitweise bei starker Aktivität sicher große Wärmemengen in der Schwimm-Muskulatur.

Es scheint in Anbetracht dieser Befunde möglich, daß bei Tierarten, die einerseits natürlicherweise nie in Ruhe einer Hitzebelastung ausgesetzt sind, und die andererseits

nur schwer Wärme an die Umwelt abführen können, ein Mechanismus entwickelt ist, der bei Aktivität die Wärmebildung in den nicht unmittelbar dafür benötigten Organen herabsetzt.

### Zusammenfassung

1. Die Luft im Bau des Maulwurfs ist immer mit Wasserdampf gesättigt, und soweit feststellbar, macht der Maulwurf von einer Verdunstungskühlung zur Regulation seiner Körpertemperatur keinen Gebrauch.
2. Die Temperatur in den Gängen des Maulwurfs ist sehr ausgeglichen. Werte über  $+20^{\circ}\text{C}$  und unter  $-2^{\circ}\text{C}$  kommen kaum vor. Entsprechend gibt es beim Maulwurf keine Reaktionen zur Senkung der Körpertemperatur, die durch hohe Umgebungstemperatur ausgelöst werden können.
3. Die Anpassung des Maulwurfs an die Temperaturverhältnisse in seinem Lebensraum ist sehr groß. Bei Umgebungstemperaturen wenig über  $20^{\circ}\text{C}$  kommt es zur Überhitzung des aktiven Tieres. Umgebungstemperaturen unter  $12^{\circ}\text{C}$  führen bei Maulwürfen, die ohne Nest schlafen müssen, zur Unterkühlung.
4. Als Schutz gegen Überhitzung, die beim aktiven Tier auftreten könnte, wurden beim Maulwurf Hinweise auf eine bisher unbekannte Reaktion nachgewiesen: Er scheint bei Aktivität die Wärmeproduktion in seinen Eingeweideorganen zu drosseln. Dieser Regulationsmechanismus gegen Überhitzung funktioniert unabhängig vom Wassergehalt der Luft. Er trägt damit der hohen Luftfeuchtigkeit im Maulwurfsbau Rechnung. Die Möglichkeit einer allgemeinen Verbreitung des beschriebenen Mechanismus zum Überhitzungsschutz wird diskutiert.
5. Gegen Unterkühlung zeigt der Maulwurf folgende Reaktionen:
  - a. Sein Energieumsatz ist unterhalb  $29^{\circ}\text{C}$  Umgebungstemperatur umgekehrt proportional der Temperatur. Pro  $5^{\circ}\text{C}$  wird die Wärmebildung etwa um den Wert des Grundumsatzes gesteigert.
  - b. Die Bewegungsintensität und die Länge der Aktivitätsschübe werden mit abnehmender Umgebungstemperatur größer.
  - c. Bei Umgebungstemperaturen unter  $16$  bis  $18^{\circ}\text{C}$  baut der Maulwurf ein Schlafnest.
  - d. Der Maulwurf schläft um so enger eingerollt, je tiefer die Umgebungstemperatur ist.
6. Der Maulwurf legt im Winter sein Nest tiefer, um es vor Frost zu schützen.
7. Wo die Untergrundverhältnisse ein Tieferlegen des Nestes nicht ermöglichen, häuft der Maulwurf im Winter darüber einen Erdhaufen auf.
8. Das Fell des Maulwurfs hat im Sommer und Winter denselben Isolationswert von ungefähr  $4500\text{ cal}^{-1} \cdot \text{cm}^2 \cdot \text{s} \cdot \text{Grad}$ . Das Tier kann diesen Wert nicht durch Veränderung der Haarstellung variieren.
9. Das Nest des Maulwurfs hat in der natürlichen Nestkammer einen Wärmedurchgangswiderstand von  $4500$  bis  $7000\text{ cal}^{-1} \cdot \text{cm}^2 \cdot \text{Grad}$ . Dadurch ist der ruhende Maulwurf etwa 2- bis 2,5mal besser isoliert, als er es ohne Nest wäre. Er spart also 50 bis 60% der Energie ein, die er bei Ruhe ohne Nest für die Wärmebildung aufwenden müßte.

### Summary

#### *Ecology of Talpa europaea and its Behavioural and Metabolic Adaptation to the Microclimate of its Burrow*

1. The air in the mole tunnels is always saturated with water, and as far as can be seen the moles do not use evaporation to control their body temperature.
2. The temperature in the burrows is very constant. Even in times with extreme weather conditions, temperatures over  $20^{\circ}\text{C}$  and under  $-20^{\circ}\text{C}$  were never recorded. Accordingly there is no effective reaction in the mole to hold down the body temperature when the ambient temperature is high.
3. In temperatures just over  $20^{\circ}\text{C}$  the active mole shows hyperthermia, while in temperatures below  $12^{\circ}\text{C}$  a mole that must sleep without a nest becomes hypothermic.
4. As a protection against hyperthermia, which can be caused by activity a mechanism seems to be used, which up till now was not described. While active, it reduces the heat production in its abdominal organs to keep down the total amount of produced heat. Such a regulation mechanism functions independantly of the humidity of the air.
5. The mole shows the following reactions against hypothermia.
  - a. Its energy requirements below an environmental temperature of  $29^{\circ}\text{C}$  is inversely proportional to the external temperature.

- b. The locomotor activity and the length of activity periods becomes greater with fall in temperature.
  - c. In environmental temperatures of under 16—18° C the mole builds a nest.
  - d. The mole sleeps more tightly rolled up the lower the temperature is.
6. In winter the mole builds its nest deeper under the surface of the earth to protect it from frost.
  7. Where, because of the underground conditions, it is impossible to build the nest deeper, the mole builds an earth house over the nest.
  8. The fur of the mole has an insulation value of around 4500 cal<sup>-1</sup> · cm<sup>2</sup> · s · Grad in both summer and in winter. The animal can not change this value by raising its fur.
  9. The nest of the mole under natural conditions has an insulation coefficient of between 4500 and 7000 cal<sup>-1</sup> · cm<sup>2</sup> · s · Grad. Because of this the resting mole is 2 to 2,5 times better insulated than ohne without an nest. So it saves 50—60% of the energy it would need to remain warm without a nest.
  10. The possibilities that the described mechanism to prevent overheating is more generally distributed, is discussed.

### Literatur

- ADAMS, L. (1903): A contribution to our knowledge of the mole (*Talpa europaea*). Mem. Manchr. lit. phil. Soc. Old series 47, 1—39.
- ARMSBY, A., QUILLIAM, T. A., und SOEHNLE, H. (1966): Some observations on the ecology of the mole. J. Zool. 149, 46—48.
- ASCHOFF, J., und WEVER, R. (1958): Kern und Schale im Wärmehaushalt des Menschen. Die Naturwissenschaften 45, 477—485.
- BLUME, J., BÜNNING, E., und GÜNZLER, E. (1962): Zur Aktivitätsperiodik bei Höhlentieren. Naturwissenschaften 49, 525.
- BÜTTNER, K. (1938): Physikalische Bioklimatologie, Leipzig.
- BURTON, A. C., and EDHOLM, O. G. (1955): Man in a Cold Environment. London: Arnold.
- CADET DE VAUX, A. A. (1803): De la taupe, de ses moeurs, de ses habitudes, et des moyens de la détruire. Paris: L. Colas.
- CLOUDSLEY-THOMPSON, J. L. (1964): Terrestrial animals in dry heat: introduction: in M. B. VISSCHER, A. B. HASTINGS, J. R. PAPPENHEIMER und H. RAHN: Handbook of Physiology, Section 4: D. B. DILL, E. F. ADOLPF und C. G. WILBER: Adaptation to the Environment. Washington, D. C., American Physiological Society.
- DAHL, F. (1907): Die Wohnung des Maulwurfs. Naturwissenschaft. WS 6.
- DIN-Normblatt 19 226 (1954): (Terminologie der Regelung).
- DOCUMENTA GEIGY — Wissenschaftliche Tabellen, 7. Auflage, Basel: Geigy 1960.
- EISENTRAUT, M. (1936): Die Sumpfburgen des Maulwurfs, Märkische Tierwelt 2, 40—51.
- FLOURENS, M. (1828): Observations pour servir a l'histoire naturelle de la Taupe. Mem. d. mus. d'hist. nat. Paris 17, 192—200.
- GALVAO, P. E. (1948): Human Heat Production in Relation to Body Weight and Body Surface I. and II. J. appl. Physiol. 1, 385—401.
- (1950): Human Heat Production in Relation to Body Weight and Body Surface III. and IV. J. appl. Physiol. 3, 21—28.
- GEOFFROY-ST. HILAIRE, E. (1829): Cours de l'histoire naturelle des Mammifères. Paris.
- GODET, R. (1951): Contribution à l'éthologie de la taupe (*Talpa europaea* L.) Bull. Soc. Zool. Fr. 76, 107—128.
- GODFREY, G. K. (1955): A Field Study of the Activity of the Mole (*Talpa europaea*). Ecology 36, 678—685.
- GODFREY, G. K., und CROWCROFT, P. (1960): The Life of the Mole (*Talpa europaea* LINNAEUS), London, Museum Press.
- GÖPFERT, H. (1960): Energiebedarf. In LANDOIS-ROSEMANN, Lehrbuch der Physiologie des Menschen, 28. Auflage. München-Berlin: Urban und Schwarzenberg.
- GROEBBEIS, F. (1926): Untersuchungen über den Stoffwechsel von Igel und Maulwurf. Pflügers Arch. Physiol. 213, 407—418.
- HARDY, J. D. (1949): in: HEWBURGH, L. H., Physiologie of heat regulation and the science of clothing. Philadelphia u. London.
- HART, J. S. (1956): Seasonal changes in insulation of the fur. Canad. J. Zool. 34, 53—57.
- HAUCHECORNE, F. (1927): Studien über die wirtschaftliche Bedeutung des Maulwurfs (*Talpa europaea*). Z. f. Morph. Ökol. Tiere 9, 439—571.
- HECK, L. (1914): In Brehms-Tierleben 10, Leipzig und Wien: Bibliographisches Institut.
- HENSEL, H. (1955): Mensch und warmblütige Tiere. In H. PRECHT, J. CHRISTOPHERSEN und H. HENSEL: Temperatur und Leben, Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer.

- HERTER, K. (1957): Das Verhalten der Insektivoren. In KÜKENTHAL: Handbuch der Zoologie 8, Teil 10, Beitr. 10, Berlin: de Gruyter u. Co.
- IRVING, L. (1964): Terrestrial animals in cold: birds and mammals. In M. B. VISSCHER, A. B. HASTINGS, J. R. PAPPENHEIMER u. H. RAHN: Handbook of Physiology, Section 4: D. B. DILL, E. F. ADOLPH u. C. G. WILBER: Adaptation to the Environment. Washington, D. C. American Physiological Society.
- (1966): Adaptations to Cold. Scientific American 214, 94—101.
- JANSKY, L. (1965): Adaptability of Heat Production Mechanisms in Homeotherms. Acta Universitatis Carolinae — Biologica, 1—91.
- JANSKY, ., und HANAK, V. (1960): Studien über Kleinsäugerpopulationen in Südböhmen. II. Aktivität der Spitzmäuse unter natürlichen Bedingungen. Säugetierkundl. Mitt. 8, 55—63.
- KAYSER, Ch. (1964): Stoffwechsel und Winterschlaf, Helgol. wiss. Meeresuntersuch. 9, 158 bis 186.
- KLEIBER, M. (1941): Body Size and Metabolism of Liver Slices in Vitro. Proc. Soc. Exp. Biol. Med. 48, 419—423.
- (1947): Body Size and Metabolic Rate. Physiol. Rev. 27, 511—541.
- (1967): Der Energiehaushalt von Mensch und Haustier. Paul Parey, Hamburg und Berlin.
- KRIZZAT, G., und FERRARI, R. (1933): Untersuchungen über den Stoffwechsel des Maulwurfs. Z. vergl. Physiol. 19, 162—169.
- KRYLKOVA, A. J. (1954): Über die Tagesaktivität der Herdenwühlmaus und des Steppenlemmings in Nordkasakstan. Zool. Zhurn. 33, 197—206.
- LEHMANN, G. (1956): Das Gesetz der Stoffwechselreduktion und seine Bedeutung. In KÜKENTHAL: Handbuch der Zoologie 8, Teil 4, Beitr. 5, Berlin: de Gruyter u. Co.
- LEYDIG, F. (1859): Über die äußere Bedeckung der Säugetiere. Arch. Anat. Physiol. u. Med. 732—734.
- LUTHER, W. (1936): Beobachtungen an einer gefangenen Wasserspitzmaus. *Neomys fodiens* (SCHREBER). Der Zool. Garten, N. F. 8, 303—307.
- MACKAY, R. St. (1964): Deep Body Temperature of Untethered Dolphin Recorded by Ingested Radio transmitter. Science 144, 864—866.
- MAURUS, M. (1958): Temperaturwahl und Wahltemperatur einheimischer Mäuse. Zool. Jb. Phys. 68, 335—368.
- MORRIS P. (1966): The mole as a surface dweller. J. Zool. 149, 46—48.
- MORRISON, P. F. (1948): Oxygen consumption in several mammals under basal conditions. J. cellul. comp. Physiol. 31, 281—292.
- OGNEY, S. I. (1928): Die Säugetiere von Osteuropa und Nordasien. 1 Insectivora u. Chiroptera, Moskau u. Leningrad.
- PEARSON, O. P. (1947): The rate of metabolism of some small mammals. Ecology 28, 127 bis 145.
- (1948): Metabolism of small mammals with remarks on the lower limit of mammalian size. Science 108, 44—52.
- POCZOPKO, P., und CHRZANOWSKI, Z. (1966): Rectal and External Body Temperature in the Mole (*Talpa europaea* L.) Bull. de l'Académie Polonaise des Sciences Cl II 19, 433—466.
- POHL, H. (1961): Temperaturregulation und Tagesperiodik des Stoffwechsels bei Winterschläfern. Z. vergl. Physiol. 45, 109—153.
- POHL, H., und HART, J. S. (1965): Thermoregulation and cold acclimatization in a hibernator *Citellus tridecemlineatus*. J. appl. Physiol. 20, 398—404.
- PROSSER, C. L., und BROWN Jr., F. A. (1961): Comparative Animal Physiology. 2. Auflage, Philadelphia u. London: Saunders.
- QUILLIAM, T. A. (1966 a): The problem of vision in the ecology of *Talpa europaea*. Expl. Eye. Res. 5, 63—78.
- (1966 b): The mole's sensory apparatus. J. Zool. 149, 76—88.
- REIN, H. (1933): Ein Gaswechselschreiber. Über Versuche zur fortlaufenden Registrierung des respiratorischen Gaswechsels an Mensch und Tier. Arch. f. exp. u. pathol. Pharmakologie 171, 363—402.
- ROOD, J. P. (1958): Habits of the short-tailed shrew in Captivity. J. Mammal. 39, 499—507.
- RÖRIG, S. (1898): Der Maulwurf. Flugblatt 24 d. Biol. Abt. f. Land- u. Forstwirtschaft d. kaiserl. Gesundheitsamtes Berlin.
- ROSSINSKY, D. (1900): Der Maulwurfsbau. Zool. Jb. Abt. Syst. 13.
- SCHAERFFENBERG, B. (1941): Zur Biologie des Maulwurfs (*Talpa europaea* L.) Z. Säugetierkunde 14, 272—277.
- SCHMIDT-NIELSEN, K. (1964): Desert Animals. Oxford: At the Clarendon Press.
- SCHOLANDER, P. F., WALTERS, V., HOCK, R., und IRVING, L. (1950): Body insulation of some arctic and tropical mammals and birds. Biol. Bull. 99, 225—235.

- SCHOLANDER, P. F., HOCK, R., WALTERS, V., JOHNSON, F., and IRVING L. (1950): Heat Regulation in some arctic and tropical mammals and birds. *Biol. Bull.* **99**, 237—258.
- SCHOLANDER, P. F., HOCK, R., WALTERS, V., and IRVING, L. (1950): Adaptation to cold in arctic and tropical mammals and birds in relation to body temperature, insulation, and basal metabolic rate. *Biol. Bull.* **99**, 259—271.
- SCHÖPFER, E. (1927): Vergleichende Messungen des Wärmeschutzes an Sommer- und Winterfellern. *Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilkunde* **56**.
- SOFFEL, K. (1904/05): Etwas über den Maulwurf. *Zool. Garten.*
- SOUTHERN, H. N. (1954): Tawny owls and their prey. *Ibis* **96**, 384—410.
- SPÖRLE, E. K. (1965): Untersuchungen über den Wasserhaushalt des Wirtschaftsgrünlandes im Neckartal zwischen Rottenburg und Pliezhausen. Veröffentlichungen der Landesstelle f. Naturschutz u. Landschaftspflege Baden-Württemberg H. 33.
- STEIN, G. H. W. (1950): Zur Biologie des Maulwurfs, *Talpa europaea* L. *Bonner Zool. Beitr.* **1**, 97—116.
- TOLDT, K. (1920): Über Hautzeichnungen bei Säugetieren infolge Haarwechsels. *Verh. Zool. Bot. Ges. Wien.*
- TWENTE, J. W., and TWENTE, J. A. (1965): Effect of core temperature upon duration of hibernation of *Citellus lateralis*. *J. appl. Physiol.* **20**, 411—416.
- VOGT, C. (1864): Vorlesungen über nützliche und schädliche, verkannte und verleumdete Tiere.
- WALDEYER, W. (1884): Atlas der menschlichen und tierischen Haare. Lehr: Schauenburg.
- WALKER, E. P. (1964): *Mammals of the World*. The Johns Hopkins Press Baltimore.
- Anschrift des Verfassers:* Dr. HELMUT KLEIN, Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, 8131 Erling-Andechs/Obb.

## Further Occurrence of a Karyotype of $2N = 14$ Chromosomes in two Species of Chilean Didelphoid Marsupials

By OSVALDO A. REIG, RAÚL FERNÁNDEZ D. and ANGEL SPOTORNO O.

*Departamento de Genética, Universidad de Chile*

*Receipt of Ms. 28. 12. 1971*

All the species of marsupials of the American superfamily Didelphoidea known in their chromosome make-up have been found to fall into one of three groups of taxa, each one having a basically similar karyotype. These three different karyotypes are characterized by particular chromosome numbers in the diploid set (14, 18 or 22) and by particular chromosome morphologies (REIG and BIANCHI 1969, REIG and LÖBIG 1970).

Among the didelphids, a  $2N=14$  chromosomes karyotype was first described in *Caluromys derbianus* and observed in *Marmosa mexicana* (BIGGERS, FRITZ, HARE and McFEELY 1965). Afterwards, this kind of karyotype was found in *Marmosa robinsoni* (REIG 1968) and it was later verified in *Caluromys philander*, *Metachirus nudicandatus*, *Marmosa murina* and *Marmosa cinerea* (REIG and LÖBIG 1970). In all these taxa, the chromosome complements are almost identical, the only significant difference lying in the tiny X chromosome, which may be either acrocentric or sub-

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1971

Band/Volume: [37](#)

Autor(en)/Author(s): Klein Helmut

Artikel/Article: [Untersuchungen zur Ökologie und zur Verhaltens- und stoffwechselphysiologischen Anpassung von \*Talpa europaea\* \(Linne 1758\) an das Mikroklima seines Baues 16-37](#)